

TESIS DE DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

“Intensidad de la señal climática y eficiencia del uso del agua expresada por los anillos de crecimiento de *Araucaria araucana* en relación con la edad de los árboles en bosques mésicos del norte de Patagonia”

Por

Ing. Julieta Gabriela Arco Molina

Director: Dr. Fidel Alejandro Roig

Codirector: Ing. José Armando Boninsegna

**Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales
Centro Científico Tecnológico CONICET – Mendoza**



FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES

UNIVERSIDAD NACIONAL DE CÓRDOBA

Córdoba, Argentina

2018

COMISIÓN EVALUADORA

Dr. Daniel Renison. Instituto de Investigaciones Biológicas y Tecnológicas, CONICET – Universidad Nacional de Córdoba.

Dra. Mariana Brea. Laboratorio de Paleobotánica, Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia de Tecnología a la Producción, CONICET – Entre Ríos.

Dr. Mariano Morales. Laboratorio de Dendrocronología, Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales, CCT CONICET – Mendoza.

DEFENSA ORAL Y PÚBLICA

Lugar y fecha:

Calificación:

TRIBUNAL

Firma:

Aclaración:

Firma:

Aclaración:

Firma:

Aclaración:

Dedicatoria

A mis cuatro Seres de Luz...

Agradecimientos

A mi director, Fidel A. Roig, por haberme brindado la oportunidad de continuar con mi formación académica, por haberme orientado, guiado y enseñado a través del camino del estudio y la investigación con gran solidaridad y bondad. Por seguir brindándome nuevas oportunidades de crecimiento profesional y personal.

A mi codirector Pepe Boninsegna, por su generosidad al aceptar dirigir mi Tesis, por disponer siempre de tiempo y dedicación para leer y revisar mi trabajo.

A Gerhard Helle, por su generosidad y amabilidad al recibirme en su laboratorio, por su tiempo para enseñarme y por brindarme todas las facilidades para realizar parte de mi trabajo doctoral.

A los miembros de la Comisión Asesora, Mariano Morales y Daniel Renison, por sus valiosos aportes y sugerencias que a lo largo de todo el desarrollo de la Tesis enriquecieron tanto mi trabajo como mi formación.

A los miembros de la Comisión de Evaluación, Mariana Brea, Mariano Morales y Daniel Renison, por su tiempo y dedicación para leer y revisar la Tesis, por las sugerencias aportadas para mejorar el trabajo realizado.

Al personal del Doctorado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional de Córdoba, por la excelente atención que siempre me brindaron, por su buena predisposición y por colaborar para que todo fuera más fácil.

A mis compañeros de campaña y de trabajo, Martín Hadad, Fede González, Sofía Papú, Quique Barros, Caro Moreno, Tassio Trevizor, Sergio Piraino, por las lindas horas de trabajo y los mates compartidos, por su colaboración en los muestreos y trabajo de campo.

A Martín Hadad, por su ayuda y colaboración en diversas etapas de la Tesis y por haberme enseñado el camino de la Dendrocronología.

A Rafael Bottero, por su ayuda incondicional en el procesamiento de imágenes, y a Daniel Patón Domínguez y Vladimir Matskovsky por su ayuda en el tratamiento de datos.

A todos mis compañeros del Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales (IANIGLA), especialmente a mis compañeros del Laboratorio de

Dendrocronología, por su compañía, por la ayuda brindada en todo momento y por tener siempre un mate para compartir.

A todos mis compañeros del Dendro Laboratory de Potsdam, por recibirme con gran amabilidad y cariño, por hacerme parte de su grupo, por brindarme siempre ayuda y por los lindos momentos compartidos durante los meses de trabajo.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) y al Servicio de Intercambio Alemán (DAAD), por las becas de investigación otorgadas para realizar el doctorado.

Al Laboratorio de Dendrocronología del IANIGLA y al Dendro Laboratory, Section 5.2 Climate Dynamics and Landscape Evolution del German Research Centre for Geosciences, Helmholtz Centre Potsdam (GFZ), por brindarme los lugares de trabajo para el desarrollo de la Tesis y los insumos y herramientas necesarios.

A la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica, por el financiamiento otorgado a través del proyecto PICT-Bicentenario 2010-2679.

Al personal de la Administración de Parques Nacionales y de la Corporación Interestadual Pulmarí, y a las comunidades mapuches de Neuquén, por autorizar el acceso a los sitios de estudio y a la toma de muestras y por gentilmente ofrecer su colaboración.

A mis amigos del trabajo, los autodenominados Cachivachez, por todos los lindos momentos y las risas compartidos, por sus locas charlas y debates, por su alegría de siempre.

A mis amigos de la vida, Nuria, Jorge, Dani, Fer, Gabi, Juli, Mili, por estar siempre, por compartir sus caminos conmigo.

A mis primos, tíos, abuelos y papá, por su cariño y apoyo incondicional.

A Carlos, por su bondad y solidaridad, por ofrecerme todo su cariño abiertamente.

A Mariano, por haber sido mi compañero de vida durante los últimos años, por incentivar me siempre a más, por valorarme y confiar en mí.

A mi mamá y mis hermanas, los seres más maravillosos que conozco, por existir en mi vida y hacer que todo sea más simple.

A Tita, por enseñarme el verdadero valor de la Vida.

Índice

ABREVIATURAS.....	1
RESUMEN.....	3
SUMMARY	7
CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN GENERAL.....	11
1.1 INTRODUCCIÓN GENERAL	11
1.1.1 El cambio climático y sus efectos sobre los ecosistemas.....	11
1.1.2 Los bosques y su importancia a nivel global	13
1.1.3 Dendrocronología e isótopos estables como herramientas de estudio.....	16
1.1.4 Fisiografía y bosques del norte de Patagonia andina	18
1.1.4.1 Los bosques de <i>Araucaria araucana</i>	20
1.2 HIPÓTESIS	23
1.3 OBJETIVOS.....	24
1.3.1 Objetivo general.....	24
1.3.2 Objetivos específicos.....	24
1.4 ORGANIZACIÓN DE LA TESIS.....	25
1.5 DISEÑO DE MUESTREO GENERAL DE LA TESIS.....	26
CAPÍTULO II: CRECIMIENTO RADIAL DE <i>A. ARAUCANA</i> SEGÚN SITIO, CLASE DE EDAD Y SEXO.....	29
2.1 INTRODUCCIÓN	29
2.1.1 Estructura y dinámica de los bosques.....	29
2.1.2 Factores de influencia en el crecimiento	30
2.2 OBJETIVOS.....	34
2.2.1 Objetivo general.....	34
2.2.2 Objetivos específicos.....	34
2.3 MATERIALES Y MÉTODOS	35
2.3.1 Selección de sitios y muestreo.....	35
2.3.2 Trabajo de laboratorio.....	38
2.3.2.1 Preparación de muestras para análisis dendrocronológico.....	38
2.3.2.2 Datación de los anillos de crecimiento y co-fechado	39
2.3.2.3 Medición del ancho de los anillos de crecimiento.....	39
2.3.3 Cálculo de edad y determinación de clases de edad.....	39
2.3.4 Construcción de cronologías	42

2.3.4.1 Cronologías de índice de ancho de anillo.....	42
2.3.4.2 Cronologías de incremento de área basal	44
2.3.5 Análisis estadísticos	44
2.4 RESULTADOS	46
2.4.1 Caracterización de los sitios de estudio.....	46
2.4.1.1 Densidad de árboles.....	46
2.4.1.2 Diversidad de especies forestales	47
2.4.1.3 Diversidad de plantines de <i>A. araucana</i> del sotobosque	48
2.4.2 Distribución de sexos según sitios	49
2.4.3 Distribución de sexos según edades.....	50
2.4.4 Estructura etaria por sitio.....	51
2.4.5 Determinación de clases de edad para análisis dendrocronológicos y dendroclimáticos.....	52
2.4.6 Relación edad-diámetro-altura.....	56
2.4.7 Análisis de los anillos de crecimiento.....	63
2.4.7.1 Características anatómicas y morfológicas de la madera.....	63
2.4.8 Incremento radial anual de <i>A. araucana</i>	64
2.4.9 Cronologías de índice de ancho de anillos de crecimiento	67
2.4.10 Agrupamientos intrarregionales de los bosques mésicos de <i>A. araucana</i>	69
2.4.11 Análisis de tendencias en el crecimiento	74
2.4.12 Crecimiento radial según el sexo.....	75
2.4.13 Crecimiento radial según las clases de edades.....	79
2.5 DISCUSIÓN.....	81
2.5.1 Estructura de los bosques mésicos de <i>A. araucana</i>	81
2.5.2 Relación edad-altura-diámetro.....	85
2.5.3 Análisis de los anillos de crecimiento de <i>A. araucana</i>	87
2.5.4 Tendencias en el crecimiento de <i>A. araucana</i>	90
CAPÍTULO III: RESPUESTA DE A. ARAUCANA A VARIABLES CLIMÁTICAS SEGÚN SITIO, EDAD Y SEXO DE LOS ÁRBOLES.....	95
3.1 INTRODUCCIÓN	95
3.1.1 Relación clima-crecimiento de los árboles	95
3.1.2 Factores de influencia en la respuesta del crecimiento al clima.....	97
3.2 OBJETIVOS.....	99
3.2.1 Objetivo General.....	99
3.2.2 Objetivos específicos.....	99
3.3 MATERIALES Y MÉTODOS	100

3.3.1 Datos meteorológicos	100
3.3.2 Relación clima-crecimiento	101
3.4 RESULTADOS	102
3.4.1 Respuesta del crecimiento al clima según el sexo	102
3.4.2 Respuesta del crecimiento al clima según clases de edad	110
3.4.3 Respuesta del crecimiento al clima a nivel regional	117
3.4.4 Respuesta del crecimiento al clima a nivel hemisférico	121
3.5 DISCUSIÓN.....	121
3.5.1 Respuesta del crecimiento al clima según el sexo	122
3.5.2 Respuesta del crecimiento al clima según la clase de edad.....	125
3.5.3 Respuesta del crecimiento al clima a nivel regional	128
CAPÍTULO IV: ANÁLISIS DE LA EIUA DE A. ARAUCANA SEGÚN LA EDAD Y LAS CONDICIONES AMBIENTALES. CAMBIOS DURANTE EL SIGLO XX..	132
4.1 INTRODUCCIÓN	132
4.1.1 Isótopos estables en anillos de crecimiento	132
4.1.2 Respuestas del crecimiento de <i>A. araucana</i> al ambiente	134
4.2 OBJETIVOS.....	135
4.2.1 Objetivo General.....	135
4.2.2 Objetivos específicos.....	135
4.3 MATERIALES Y MÉTODOS	135
4.3.1 Sitios de estudio y datos meteorológicos	135
4.3.2 Trabajo de campo, de laboratorio y análisis de isótopos.....	137
4.3.3 Cálculos de $\Delta^{13}\text{C}$, C_i y $EiUA$	139
4.3.4 Cronologías de ancho de anillos de crecimiento.....	140
4.3.5 Escenarios teóricos de $EiUA$	141
4.3.6 Análisis estadísticos	141
4.4 RESULTADOS	142
4.4.1 Variaciones en variables climáticas	142
4.4.2 Variaciones temporales en $\delta^{13}\text{C}$, $\Delta^{13}\text{C}$, C_i , $EiUA$ e IAB	144
4.4.3 $\delta^{13}\text{C}$, $\Delta^{13}\text{C}$, C_i , $EiUA$ e IAB entre sitios.....	149
4.4.4 $\delta^{13}\text{C}$, $\Delta^{13}\text{C}$, C_i y $EiUA$ entre clases de edad	151
4.4.5 Comparación entre escenarios teóricos y observados de $EiUA$	152
4.4.6 Relación entre $EiUA$, IAB , $\Delta^{13}\text{C}$, C_a y clima.....	153
4.5 DISCUSIÓN.....	156
4.5.1 Tendencias de largo plazo	156

4.5.2 Los efectos de las condiciones de sitio y la edad de los árboles	158
4.5.3 Respuestas de los árboles al ambiente.....	163
CAPÍTULO V: DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES	166
5.1 CONTRASTACIÓN DE HIPÓTESIS	167
5.2 SÍNTESIS ESQUEMÁTICA Y CONCLUSIONES GENERALES	172
5.3 APORTES DE LA TESIS Y NUEVAS LÍNEAS DE INVESTIGACIÓN.....	173
BIBLIOGRAFÍA.....	178

Abreviaturas

Abreviatura	Significado
A	Adulto
A	Tasa de asimilación neta de CO ₂
Al	Grupo Alto
ACP	Análisis de Componentes Principales
AIC	Autoridad Interjurisdiccional de las Cuencas de los ríos Limay, Neuquén y Negro
B	Grupo Bajo
BM	Batea Mahuida
C	Coefficiente de Contingencia de Pearson
C _a	Concentración atmosférica de CO ₂
C _i	Concentración intercelular de CO ₂
CO ₂	Dióxido de carbono
CP	Componente principal
CRC	Curva regional de crecimiento
CV	Caviahue
DAP	Diámetro a la altura del pecho
DE	Desvío estándar
EE	Error estándar
EiUA	Eficiencia intrínseca del Uso del Agua
ENSO	El Niño-Oscilación del Sur
EPS	Expressed Population Signal
F	Femenino
FDA	Función de Distribución Acumulada
g	Conductancia estomática al vapor de agua
HIDRONOR	Hidroeléctrica Norpatagónica S.A.
I	Indiferenciado
IAB	Incremento de área basal
IAM	Incremento anual medio
ICS	Intercorrelación de las series
IM	Índice medio
IN	Invierno
IRA	Incremento radial anual
J	Jóven
KNMI	Koninklijk Nederlands Meteorologisch Instituut
LL	Las Lecheras
M	Masculino
Md	Maduro
MLM	Modelo Lineal Mixto

NOAA	National Oceanic and Atmospheric Administration
P	Precipitación total
PP	Primeros Pinos
PR	Pinalada Redonda
R	Grupo Regional
RA	Río Agrio
RBAR	Intercorrelación media de las series
RC	Rucachoroi
SAM	Modo Anular del Sur
SM	Sensibilidad media
SMN	Servicio Meteorológico Nacional
SR	Senda a Rucachoroi
SRH	Subsecretaría de Recursos Hídricos de la Nación
SST	Temperatura superficial del mar Pacífico
T	Temperatura media
T Max	Temperatura máxima media de verano (noviembre a enero)
TA	Temporada de crecimiento actual
TP	Temporada de crecimiento previa
VC	Verde Chico
VS	Valle El Salvo
$\delta^{13}\text{C}$	Relación $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$
$\Delta^{13}\text{C}$	Discriminación de ^{13}C
$\delta^{13}\text{C}_{\text{atm}}$	Relación $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ de la atmósfera

RESUMEN

Fluctuaciones en las condiciones del ambiente inciden en el crecimiento y desarrollo de los árboles y por ende en los ecosistemas forestales que conforman. La desviación sostenida de cualquier condición ambiental más allá del rango óptimo de los árboles, disminuye sus potenciales productivos y se transforma en un factor de estrés para los mismos. De este modo, es probable que los bosques en distintas partes del mundo experimenten cambios drásticos en su crecimiento y fisiología como consecuencia de la incidencia de los aumentos de CO₂ atmosférico y cambios en el clima ocurridos principalmente durante el último siglo. En virtud de que los bosques cumplen un rol fundamental a nivel global, ya que aportan servicios ecológicos tanto a los sistemas naturales como a la humanidad, resulta relevante estudiar las respuestas de los árboles a los cambios ambientales para conocer cómo los bosques se desarrollarán bajo futuros escenarios de cambios en el clima.

Araucaria araucana es una conífera perenne, diclino dioica, endémica de los bosques subantárticos de Argentina y Chile, que crece desde sitios con precipitaciones de ~4000 mm/año (sitios méxicos) hasta zonas de ~500 mm/año (sitios xéricos). *A. araucana* manifiesta diferente intensidad de respuesta del crecimiento al clima dependiendo de la edad y el sexo de los árboles, aspecto que se ha estudiado en bosques xéricos. Sin embargo, nada se conoce de estas relaciones en bosques méxicos, que representan cerca del 67% de la superficie total que ocupan en el sector argentino. Por este motivo, el objetivo principal de esta Tesis es analizar la respuesta del crecimiento radial y la respuesta fisiológica de *A. araucana* a las variaciones ambientales en relación a la edad y el sexo de los individuos en bosques méxicos del norte de Patagonia, mediante análisis de los anillos de crecimiento y sus composiciones de isótopos estables de carbono. Como objetivos específicos se plantea 1) desarrollar cronologías de ancho de anillos de crecimiento para ocho localidades de bosque méxico de *A. araucana* del norte de Patagonia, separadas según clases de edad y sexo, 2) relacionar las cronologías de ancho de anillos por clases de edad y por sexo con datos instrumentales de clima e índices atmosféricos, 3) analizar la relación ¹³C/¹²C ($\delta^{13}\text{C}$) de los anillos de crecimiento de árboles de distintas edades creciendo en ambientes méxicos y xéricos durante el siglo XX, 4) vincular los valores de $\delta^{13}\text{C}$ a las respuestas fisiológicas de *A. araucana* al ambiente y estimar la Eficiencia intrínseca del Uso del Agua (EiUA), 5) analizar las variaciones en la

EiUA y sus tendencias entre individuos de distintas clases de edad y entre sitios de muestreo, 6) comparar las series temporales de EiUA con datos climáticos instrumentales disponibles para la región y valores históricos de concentración de CO₂ en la atmósfera y su correspondiente fracción de $\delta^{13}\text{C}$ ($\delta^{13}\text{C}_{\text{atm}}$) y 7) con la información generada, establecer un modelo conceptual que explique las respuestas del crecimiento y de la EiUA de *A. araucana* a los factores ambientales según la clase de edad, el sexo de los árboles y las condiciones de sitio donde se desarrollan, con particular atención a la evolución de las variables climáticas durante el siglo XX.

El estudio contempló el análisis de ocho sitios para los que se construyeron cronologías de ancho de anillos de crecimiento según metodologías tradicionales en Dendrocronología. Las cronologías se analizaron estadísticamente y de ello resultaron dos grupos que se diferenciaron por su ubicación topográfica: a) grupo Alto (altitud media: 1626 msnm) y b) grupo Bajo (altitud media: 1262 msnm). Mediante una metodología que relaciona el ancho de anillo con la edad cambial y las variables climáticas, se identificaron tres clases de edad: 1) Joven: 1 a 150 años, 2) Adulta: 151 a 270 años y 3) Madura: más de 270 años. El crecimiento radial y sus tendencias fueron analizados en cada grupo intrarregional, en cada clase de edad y en cada clase de sexo (femeninos, masculinos e indiferenciados sexualmente). Se observó que, en general, el grupo Alto presentó menores crecimientos que el grupo Bajo, aunque este último disminuyó la tasa de crecimiento a partir de 1950. Las tendencias en el incremento de área basal indicaron aumentos del crecimiento en árboles del grupo Alto y una desaceleración del mismo en el grupo Bajo durante los últimos 100 años. Estas diferencias podrían deberse al efecto diferencial que el aumento de la temperatura y la disminución de las precipitaciones, registrados en Patagonia norte durante el último siglo, podrían tener en los árboles creciendo en distintas altitudes. Los árboles jóvenes mostraron mayor crecimiento que los adultos y maduros sobre todo en el grupo Alto, mientras que los indiferenciados mostraron menores crecimientos comparados con los femeninos y masculinos en ambos grupos.

Por otro lado, se analizaron las relaciones del crecimiento con el clima y con índices atmosféricos mediante funciones de correlación. Las respuestas del crecimiento radial de *A. araucana* a las distintas variables climáticas mostraron en todos los casos el mismo patrón de variación pero evidenciaron una diferente intensidad de respuesta en función del sexo, de la edad de los árboles y de la altitud de los sitios. Se observó que las temperaturas del período de crecimiento previo (enero a abril) afectaron negativamente el crecimiento

de todos los árboles. Particularmente, los individuos indiferenciados respondieron de forma negativa a las temperaturas de setiembre a diciembre y positivamente a la precipitación de setiembre del período de crecimiento actual. Además, los árboles femeninos mostraron una tendencia a ser más sensibles a la variabilidad del clima durante el período de crecimiento previo, mientras que los masculinos mostraron mayor sensibilidad durante los meses de invierno y la temporada de crecimiento corriente. Por otro lado, los árboles jóvenes se mostraron negativa y significativamente influenciados por las temperaturas de los meses de inicio del período de crecimiento, mientras que los adultos y maduros mostraron una tendencia a ser más sensibles a las temperaturas de los meses de invierno y del período de crecimiento previo. Estas distintas intensidades de respuesta podrían deberse al uso diferencial de los recursos disponibles que hacen los árboles a lo largo del tiempo, y a las diferencias en la asignación de estos recursos al crecimiento, reproducción y/o mantenimiento. Por otro lado, las respuestas del crecimiento al clima en función de la altitud, evidenciaron que el grupo Alto fue más sensible a la temperatura durante los meses de invierno, mientras que el grupo Bajo se encontró más negativamente influenciado por las temperaturas de la temporada de crecimiento actual. En este sentido, las altas temperaturas durante el invierno podrían causar déficits hídricos durante la primavera, mientras las temperaturas de primavera-verano podrían aumentar las condiciones de sequía durante la temporada de crecimiento actual, teniendo estos procesos diferente grado de influencia de acuerdo a la altitud de los sitios. En general, las respuestas del crecimiento a los principales forzantes climáticos de la región, como los fenómenos El Niño-Oscilación del Sur (ENSO) y Modo Anular del Sur (SAM), mostraron patrones de respuesta en concordancia con la variabilidad de la precipitación y la temperatura que estos fenómenos de circulación atmosférica producen. Así, las variaciones del crecimiento de *A. araucana* producto del efecto de los principales forzantes climáticos a escala subhemisférica, reflejan también las variaciones del clima local. Reconocidos estos mecanismos de interpretación lineal, se analizó la relación $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ($\delta^{13}\text{C}$) de los anillos de crecimiento de árboles adultos y maduros de sitios méxicos y xéricos durante el último siglo, y se estimó la Eficiencia intrínseca en el Uso del Agua (EiUA). De esta manera, las respuestas fisiológicas de los árboles a la variabilidad del clima pudieron ser interpretadas. Se observó que los sitios xéricos mostraron mayores valores de EiUA que los méxicos, mientras que los sitios ubicados en latitudes más altas mostraron menores valores que los ubicados en menores latitudes dentro de la misma condición ambiental. Estas diferencias en los valores de EiUA se deben principalmente a las diferentes condiciones de humedad y

temperatura de los distintos sitios. Por otro lado, se observó que los árboles adultos presentaron menores valores de EiUA que los maduros, principalmente en los sitios mésicos. Estos resultados podrían asociarse al aumento de la altura de los individuos con la edad, y a sus efectos derivados, principalmente en sitios de bosque denso y cerrado. Por otro lado, los valores de EiUA se relacionaron significativa y positivamente con las temperaturas máximas de verano y con la concentración atmosférica de CO₂, mientras que las relaciones de la EiUA y las variaciones del crecimiento radial presentaron respuestas variables. De acuerdo a las observaciones, algunos árboles presentaron una influencia positiva en el crecimiento, otros mostraron disminuciones del crecimiento a pesar de los incrementos en la EiUA, mientras que otros no presentaron tendencia alguna, evidenciando respuestas neutrales del crecimiento al aumento de la EiUA. Estos resultados evidencian que otros factores pueden estar operando en la limitación del crecimiento de *A. araucana*, como el aumento global de la temperatura del aire, cambios en la disponibilidad de agua, limitación de nutrientes, entre otros, lo que induce a razonar que incrementos en la EiUA no serían suficientes para compensar dichas limitaciones.

Finalmente, la información generada en esta Tesis indica que la edad, el sexo, las condiciones del ambiente, las variaciones climáticas y los aumentos de la concentración atmosférica de CO₂ ocurridos principalmente durante el siglo XX, producen respuestas diferenciales del crecimiento radial y la EiUA de árboles de *A. araucana* creciendo en el norte de Patagonia. Esto implicaría también respuestas diferenciales de adaptación a futuros escenarios de cambio climático frente a los que los bosques de *A. araucana* parecerían ser particularmente vulnerables.

SUMMARY

Fluctuations in the environmental conditions affect the tree growth and the tree development and therefore the forest ecosystems. A sustained deviation of any environmental condition beyond the optimum range for tree life, reduces their growth potential becoming an stress factor. Thus, it is likely that forests in different parts of the world experience drastic changes in their growth and physiology as a consequence of the atmospheric CO₂ increases and changes in climate that occurred mainly during the last century. Due to forests play a fundamental role at a global level, since they provide ecological services to both natural systems and society, it is relevant to study the tree responses to environmental changes to understand how forests will develop under future climate change scenarios.

Araucaria araucana is an evergreen dioecious conifer, endemic of the subantarctic forests of Argentina and Chile that ranges from sites with ~4000 mm/year of precipitation (mesic sites) to areas of ~500 mm/year (xeric sites). The growth of *A. araucana* shows different intensity in its response to climate depending on the age and the sex of the trees, an aspect that has been studied only in xeric forests, up to now. However, nothing is known of these relationships in mesic forests, which account for around 67% of the total range of distribution of these forests in Argentina. For this reason, the main objective of this Thesis is to analyze the response of the radial growth and the physiological response of *A. araucana* to environmental variations in relation to the age and the sex of the trees in mesic forests of northern Patagonia, through the analysis of the tree-ring variability and their stable carbon isotope compositions. As specific objectives it is proposed 1) to develop tree-ring widths chronologies for eight sites of the *A. araucana* mesic forests of northern Patagonia, according to tree age and sex, 2) to relate these chronologies separated by age and sex classes with instrumental climate data and atmospheric indices, 3) to analyze the ¹³C/¹²C (δ¹³C) ratio of tree-rings from trees of different ages growing in mesic and xeric environments during the 20th century, 4) to link the values of δ¹³C to physiological responses of *A. araucana* to the environment, and to estimate the intrinsic Water Use Efficiency (iWUE) of the trees, 5) to analyze the variations in the iWUE and its trends among individuals of different age classes and between sites, 6) to compare the iWUE series with instrumental climate data available for the region, and with historical atmospheric CO₂ concentration values and their corresponding δ¹³C (δ¹³C_{atm}) contents, and

7) according with the information generated, to establish a conceptual model that explains the responses of the radial growth and the iWUE of *A. araucana* to climate according to tree age, sex and the environmental conditions where the trees develop, with particular attention to the evolution of the climatic variables during the 20th century.

The study included the analysis of eight sites for which tree-ring width chronologies were built using traditional dendrochronological methodologies. The chronologies were statistically analyzed and clustered in two groups in relation to topography: a) High group (average altitude: 1626 masl) and b) Low group (average altitude: 1262 masl). Using a methodology that relates the tree-ring width, the cambial age and the climatic variables, three age classes were identified: 1) Young: from 1 to 150 years, 2) Adult: from 151 to 270 years and 3) Mature: more than 270 years old. Radial tree growth and its trends were analyzed in the two intraregional groups and in each of the age and sex classes (female, male and sexually undifferentiated) of each group. It was observed that, in general, the High group showed lower growths than the Low group, although the latter decreased the growth rate after 1950. Trends in the basal area increment indicated growth increases in the High group and a decrease in the growth rate in the Low group during the last 100 years. These differences could be due to the differential effect that the increased temperature and the decreased precipitation, recorded in northern Patagonia during the last century, could have on the trees growing at different altitudes. Young trees showed higher growths than adult and mature trees especially in the High group, while the undifferentiated trees showed lower growths compared to the female and male trees in both groups.

On the other hand, the relationship between tree growth, climate and atmospheric indices were analyzed through correlation functions. It was observed that *A. araucana* radial growth responses to different climatic variables showed in all trees the same variation pattern but different response intensity according to the sex, the tree age and the altitude of the sites. It was observed that the temperature of the previous growing season (January to April) negatively affected the growth of all trees. Particularly, the undifferentiated trees responded negatively to September-December temperatures and positively to September precipitation during the current growing season. In contrast, female trees were more sensitive to climate variability during the previous growing season, while male trees showed greater sensitivity during winter months and along the current growing season. On the other hand, young trees were negative and significantly influenced by temperatures in

the beginning of the growing season, while adult and mature trees tended to be more sensitive to winter and previous growing season temperatures. These different response intensities could be due to the differential use of the available resources that trees do over time, and also to the differences in the allocation of these resources to growth, reproduction and/or structures maintenance. On the other hand, the tree growth responses to climate depending on the altitude, showed that the High group was more sensitive to temperature during the winter months, while the Low group was more negatively influenced by temperatures of the current growing season. In this sense, high temperatures during winter could cause water deficits during spring, while spring-summer temperatures could increase drought conditions during the current growing season. Moreover, these processes could have different degree of influence according to the site elevation. In general, tree growth responses to the main climate forcing factors in the region, such as El Niño-Southern Oscillation (ENSO) and Southern Annular Mode (SAM) phenomena, showed response patterns in accordance with the variability of the precipitation and the temperature that these phenomena force. Thus, the *A. araucana* growth variations resulted from the effect of the main climatic forcing factors at the subhemispheric scale, also reflect the local climate variations. Recognized these mechanisms of linear interpretation, the $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ($\delta^{13}\text{C}$) ratios of tree-ring from adult and mature trees from mesic and xeric sites during the last century were analyzed, and the intrinsic Water Use Efficiency (iWUE) was estimated. In this manner, the physiological responses of the trees to climate variability could be interpreted. It was observed that the xeric sites showed higher iWUE values than the mesic ones, while the sites located at higher latitudes showed lower values than those located at lower latitudes within the same environmental condition. These differences in the iWUE values are mainly due to the different moisture and thermal conditions of the sites. On the other hand, it was observed that adult trees presented lower iWUE values than mature ones, mainly in the mesic sites. These results could be associated to the increase of the tree height as the tree ages, and to their derived effects, mainly in dense and closed forests. On the other hand, the iWUE was significant and positively related to the maximum summer temperatures and to the atmospheric concentration of CO_2 , while the relationship between the iWUE and the radial growth variations presented different responses. In this sense, some trees showed a positive influence on growth, others showed growth decreases despite increases in the iWUE, while others did not show any growth trend, evidencing neutral growth responses to the increase in the iWUE. These results evidence that other factors may be limiting the *A.*

araucana growth, such as the air temperature global increase, changes in water availability, nutrient limitations, among others, leading to interpret that increases in the iWUE would not be enough to compensate these limitations.

Finally, the information generated in this Thesis indicates that the tree age, the sex, the environmental conditions, the climatic variations and the increases in atmospheric CO₂ concentrations that occurred mainly during the last century, produce differential responses of radial growth and iWUE of *A. araucana* trees growing in northern Patagonia. This would also imply differential adaptation responses to future climate change scenarios, against which the *A. araucana* forests would appear to be particularly vulnerable.

CAPÍTULO I

Introducción general

1.1 INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1.1 El cambio climático y sus efectos sobre los ecosistemas

El cambio climático es reconocido como uno de los desafíos más serios que enfrenta actualmente el mundo, tanto por sus efectos e impactos en las personas como en el ambiente y las economías (Lindner et al., 2010). La incidencia de las actividades humanas ha sido asociada al cambio climático, principalmente a partir del desarrollo industrial, y en particular desde la década de 1950. Los cambios globales en la composición química de la atmósfera se deben mayormente a las emisiones antropogénicas de gases de efecto invernadero, como el CO₂ que resulta de la quema de combustibles fósiles, y el metano y el óxido nitroso originados de múltiples actividades humanas (Karl & Trenberth, 2003). La concentración de CO₂ en la atmósfera aumentó un 42% desde el inicio de la era de la industrialización (considerada desde mediados del siglo XIX hasta el presente), desde 280 ppm a más de 398 ppm actualmente, con la particularidad de que la mitad de dicho incremento se ha producido a partir de la década de 1950 (Etheridge et al., 1996). Estos cambios en la concentración de los gases atmosféricos de efecto invernadero son una de las principales causas del incremento global de la temperatura y otros cambios asociados en el clima, sin embargo el grado en que los patrones de temperatura y precipitación cambiarán en el futuro próximo es todavía incierto (Beedlow et al., 2004). Actualmente se ha estimado que el clima en la Tierra ha excedido los límites naturales de variabilidad, principalmente a partir de 1980 (Karl & Trenberth, 2003). En este sentido, el calentamiento global registrado durante el último siglo fue de 0,8°C y durante las últimas tres décadas fue de 0,6°C. De este modo, el calentamiento global fue relativamente más lento y presentó grandes fluctuaciones desde principios del siglo pasado hasta 1975, año a partir del que se registró un rápido aumento de la temperatura global a una tasa de ~0,2°C por década, que se mantiene hasta la actualidad (Hansen et al., 2006). Estos cambios en la temperatura global y aún en el régimen de precipitaciones muestran diferentes efectos sobre los ecosistemas naturales. Algunos organismos y ecosistemas responden

rápidamente al cambio climático, reaccionando a las condiciones cada año, mientras que otros responden tan lentamente que sólo las tendencias climáticas de largo plazo tienen algún efecto observable (Davis, 1984). Independientemente de la velocidad de respuesta al cambio climático que pueden tener los sistemas biológicos, los bosques pueden ser particularmente afectados por este cambio ya que la longevidad de los árboles en muchos casos no permite una rápida adaptación a las variaciones ambientales (Lindner et al., 2010). De este modo, es probable que los bosques en distintos ecosistemas del mundo experimenten cambios drásticos como consecuencia de la incidencia de elevados niveles de CO₂ y cambios en el clima (Ceulemans et al., 1999). Evaluar y predecir estos cambios es relevante debido a las importantes funciones que cumplen los bosques tanto a escala global como local. Los bosques son importantes fuentes de recursos y materias primas para las actividades económicas de las personas, como así también brindan gran cantidad de servicios ecosistémicos a las mismas. Por otro lado, constituyen importantes reservorios de biodiversidad y son fundamentales para la preservación y conservación de muchas especies. Los bosques también influyen en procesos y factores globales, como el albedo terrestre, los regímenes hidrológicos y la concentración de CO₂ de la atmósfera, afectando directamente el clima a escala global, pero también afectan el clima a escala local alterando la temperatura, la humedad y la radiación solar (Graham et al., 1990). Del mismo modo, las respuestas de los bosques y de los árboles en particular, se producen en diversas escalas temporales y espaciales y en diferentes direcciones. Por ejemplo, los procesos que implican intercambios de agua, calor y CO₂ en la superficie de la hoja tienen tiempos de respuesta rápidos, que pueden ir de segundos a días, y afectan principalmente las condiciones fisiológicas de la planta y las condiciones ambientales del entorno inmediato. El crecimiento del bosque y la composición de la comunidad tienen tiempos de respuesta intermedios, de décadas a siglos, afectando principalmente las condiciones ecológicas de la comunidad y el ambiente a escala local, mientras que la distribución geográfica de los bosques representa una respuesta a largo plazo que puede abarcar desde siglos a milenios (Graham et al., 1990) y que influye mayormente a escala de paisaje. Estos tiempos de respuesta pueden variar también dependiendo de las condiciones ecológicas y ambientales y de las especies forestales implicadas. Además, todos estos procesos y niveles de respuesta pueden a su vez ser alterados por la intervención humana (Graham et al., 1990). Los cambios en el desarrollo y crecimiento de los bosques observados a lo largo del tiempo, evidencian que los cambios ambientales globales pueden afectar el funcionamiento y dinámica de los bosques. Sin embargo, es importante

distinguir entre los efectos que a corto y largo plazo produce el aumento del CO₂ atmosférico y las variaciones climáticas asociadas para poder predecir más fehacientemente el comportamiento de los árboles a futuras condiciones ambientales (Ceulemans et al., 1999). Los aumentos de temperatura, la ampliación del período de activo crecimiento y el aumento del CO₂ atmosférico se han documentado científicamente como factores de incidencia en la fisiología, el metabolismo y el crecimiento de los árboles (McMahon et al., 2010), y es probable que sean factores críticos que influyan en la tasa de crecimiento de los mismos, en el estado de vitalidad y sanidad de los bosques en general y en sus respuestas a la dinámica en el largo plazo.

1.1.2 Los bosques y su importancia a nivel global

Los bosques a nivel mundial representan aproximadamente el 30% de la superficie terrestre, cubriendo cerca de 42 millones de km² en tierras tropicales, templadas y boreales. Estos bosques representan parte de la diversidad de la biota y proporcionan servicios ecológicos, económicos, sociales y estéticos a los sistemas naturales y a la humanidad (Bonan, 2008). Además, los bosques actúan como almacenes de carbono, cumpliendo un rol importante en el ciclo de materia y energía a nivel global, e influyen finalmente en el clima y la concentración de gases de efecto invernadero de la atmósfera. En este sentido, cuando se pierden superficies de bosques por diversas causas (cambios en el uso del suelo, incendios, deforestación), se libera principalmente carbono, y estos bosques actúan en estos casos como fuente de emisiones de gases de efecto invernadero. En cambio, cuando se reforestan, se manejan y/o conservan, éstos secuestran carbono atmosférico y se convierten en un sumidero de los principales gases de efecto invernadero, como el CO₂, minimizando los efectos del cambio climático. Por ello se considera que el manejo de los bosques puede contribuir al problema del cambio climático (p. ej., Sellers et al., 1996; Bonan, 2008), pero también se constituye en herramientas de atenuación y mitigación del mismo (p. ej., Carey et al., 2001; Bonan, 2008; Luyssaert et al., 2008).

En relación a lo mencionado, los bosques almacenan el 45% del carbono terrestre y contribuyen con el 50% de la producción primaria neta terrestre, lo que resulta en grandes cantidades de carbono secuestrado anualmente (Bonan, 2008). Más específicamente, el 20% de la biomasa vegetal del mundo y el 10% del carbono terrestre están contenidos en los bosques templados (Bonan, 2008). Por lo tanto, los ecosistemas forestales ejercen un impacto significativo en la disminución de las concentraciones atmosféricas de CO₂ (Ceulemans et al., 1999) y en el clima en general. Sin embargo, este impacto puede

presentar diferente magnitud, por lo que es relevante analizar el contexto regional en el que los bosques se desarrollan y las capacidades y estrategias de cada especie en relación a la mitigación del cambio climático ([Lindner et al., 2010](#)).

Los ecosistemas forestales están sujetos a condiciones ambientales muy fluctuantes para el crecimiento y desarrollo de los árboles. La desviación sostenida de cualquier condición ambiental más allá del rango óptimo de los árboles, disminuye sus potenciales productivos y se transforma en un factor de estrés para los mismos ([Niinemets, 2010](#)). En este sentido, y dada la importancia de los bosques a nivel global, es necesario conocer las respuestas de los árboles a los distintos factores y niveles de estrés para predecir cómo pueden verse afectados ante los actuales y futuros cambios ocurridos en el ambiente. Varios factores han sido ya informados como responsables de grandes cambios en los ecosistemas forestales, como el aumento del CO₂ atmosférico (p. ej., [Liu et al., 2007](#)), aumentos en la temperatura del aire (p. ej., [Peñuelas & Boada, 2003](#); [Allen et al., 2010](#); [Way & Oren, 2010](#)), aumentos de las condiciones de sequía (p. ej., [Allen et al., 2010](#)), cambios en el uso del suelo (p. ej., [Peñuelas & Boada, 2003](#)) y el cambio climático en general (p. ej., [Hansen & Dale, 2001](#); [Walther et al., 2002](#)). De esta manera, se torna relevante identificar y analizar los factores de estrés más importantes que afectan las distintas especies forestales tanto a nivel fisiológico (eficiencia en el uso del agua, fotosíntesis, respiración, etc.), de productividad (crecimiento, desarrollo, etc.), a nivel poblacional (distribución, rango ecológico, etc.), como a nivel de comunidad (relaciones ecológicas, cambios en el paisaje, etc.), para conocer así sus respuestas ante posibles cambios en el ambiente. Dado que en general los bosques naturales están compuestos por árboles de distintas clases de edad, es decir desde plántulas a individuos maduros o incluso en estado de senescencia, las respuestas de una misma especie forestal al ambiente pueden diferir notoriamente con la edad, incluso dentro del mismo ecosistema forestal. Esto se debe a que muchas características estructurales y fisiológicas de los árboles experimentan modificaciones durante la ontogenia de los mismos, como es el caso del área foliar y la biomasa de las raíces (p. ej., [Ryan et al., 1997](#)), la tasa fotosintética y la conductancia hidráulica del tallo (p. ej., [Ryan & Yoder, 1997](#); [Bond, 2000](#)), la asignación diferencial de recursos a distintas funciones (p. ej., [Sinclair et al., 2012](#)), entre otros. Estos cambios que se observan a medida que el árbol envejece le confieren a su vez, distintos mecanismos y procesos de respuestas ante los mismos factores ambientales. Es decir, que las respuesta de un mismo individuo al mismo factor ambiental pueden variar dependiendo de la edad del árbol, facilitando distintos

niveles de resistencia y/o respuesta a dichas variables a lo largo de la vida. Así, la forma en que los árboles perciben el nivel de estrés varía a lo largo de su ontogenia (Niinemets, 2010). También, los requerimientos fisiológicos para el desarrollo varían en el tiempo, y factores que se presentan de gran influencia y necesidad en un estadio de la vida del árbol pueden no serlo en otro. Sumado a esto, los árboles también se enfrentan a distintas combinaciones de factores de estrés que cambian durante la ontogenia de los individuos (Niinemets, 2010). Por ejemplo, las condiciones de luz aumentan a medida que el árbol crece y alcanza el dosel superior, permitiendo una mejora de la tasa fotosintética. Sin embargo, el aumento de la radiación interceptada con el consecuente aumento de la temperatura, la reducción de la conductancia hidráulica del tallo y las condiciones más expuestas a las que se enfrenta el árbol, conducen a mayores condiciones de estrés hídrico a nivel de copa en árboles dominantes (Ambrose et al., 2009; Bert et al., 1997) limitando la tasa fotosintética (Hubbard et al., 1999). Por otro lado, dado que el cambio climático implica la modificación simultánea de varios factores ambientales de estrés como así también de su intensidad, el conocimiento de cómo los árboles responden a múltiples factores de estrés que se presentan de manera sucesiva o combinadamente, es clave para entender los efectos del cambio climático global en el desarrollo de los árboles y de los bosques, tanto en lo que se observa en el presente como en predicciones futuras (Niinemets, 2010).

Por otra parte, teniendo en cuenta la alta heterogeneidad en la geomorfología, microclima y tipología de suelos donde se desarrollan los bosques, las sensibilidades al cambio climático y al ambiente en general pueden variar fuertemente a escala local y regional (Lindner et al., 2010; Mundo et al., 2012a; Juaneda, 2017). Por ejemplo, se espera que el crecimiento de los árboles disminuya en los sitios limitados por el agua debido al aumento del estrés por sequía (Lindner et al., 2010), pero a su vez, se espera que los efectos primarios del aumento del CO₂ atmosférico en el crecimiento de los árboles sean más evidentes en ambientes áridos a semiáridos (Knapp et al., 2001). En estos ambientes, la alta sensibilidad del crecimiento a la precipitación permitiría que el aumento de CO₂ atmosférico ayude a reducir el estrés hídrico de los árboles durante períodos de sequía a través de una mayor eficiencia en el uso del agua. Además, la fertilización con CO₂ aumentaría el crecimiento radial por encima de los niveles medios históricos, y este aumento sería más evidente en condiciones de sequía que en condiciones de no-sequía, especialmente durante la última parte de este siglo XX (Knapp et al., 2001; Huang et al.,

2007). Por otro lado, se espera que los árboles de sitios más fríos, de altas latitudes y altitudes, donde el crecimiento está generalmente limitado por la temperatura, se beneficien con el aumento de la temperatura global (Way & Oren, 2010). Además, la alta heterogeneidad espacial de la disponibilidad de agua en el suelo, la radiación, la salinidad y los nutrientes del suelo, así como la densidad forestal, pueden facilitar diferentes respuestas de los árboles dentro y/o entre poblaciones (Liu et al., 2007).

Todo esto indica que las respuestas de los árboles pueden ser muy diversas dependiendo tanto de factores endógenos como exógenos, y que las respuestas de los ecosistemas forestales al cambio climático son impulsadas por complejas influencias multifactoriales. Por este motivo, resulta relevante diferenciar las respuestas de los árboles en relación a las condiciones del sitio (p. ej., sitios méxicos vs xéricos, bosques abiertos vs cerrados), a la ontogenia de los árboles (p. ej., árboles jóvenes vs árboles adultos), y a lo largo del tiempo (p. ej., antes y después de la era industrial), abordando el estudio desde distintas disciplinas, como la Fisiología vegetal, la Dendrocronología y la Climatología, entre otras. Esto ayudaría a comprender mejor las respuestas de los árboles al ambiente, a conocer sus patrones de distribución sobre la Tierra y a predecir sus posibles cambios ante futuros escenarios de cambios en el clima.

1.1.3 Dendrocronología e isótopos estables como herramientas de estudio

La Dendrocronología es la ciencia que trata sobre la datación de los anillos de crecimiento en plantas leñosas y de la capacidad de derivar la información ambiental contenida en los mismos (Fritts, 1976), siendo una técnica indirecta para la evaluación de los cambios ambientales (Ceulemans & Mousseau, 1994). Es decir, las respuestas de los árboles a los cambios históricos en la concentración atmosférica de CO₂ y a los cambios en el clima pueden registrarse en cronologías de anillos de árboles (Fritts, 1976; Schweingruber, 1983), durante períodos que van desde unas pocas decenas, a centenas y miles de años, dependiendo de la longevidad de las especies. El estudio de las respuestas de los árboles al ambiente a través del análisis de los anillos de crecimiento presenta dos ventajas fundamentales frente a otros registros cronobiológicos. Primero, la datación exacta de cada anillo de crecimiento ofrece series temporales perfectas de información ambiental acontecida durante el período vegetativo de cada año de la vida del árbol. De esta manera, pueden obtenerse datos ecofisiológicos tanto con una resolución anual como intra-anual (Roig & Villalba, 2008). Segundo, cada parte de una cronología de anillos de crecimiento está representada por varios árboles con períodos de vida superpuestos, lo que hace

posible definir la variabilidad de una medición, el valor medio y calcular los límites de confianza (McCarroll & Loader, 2004). Por otro lado, los árboles están ampliamente distribuidos, haciendo posible estudiar variaciones geográficas en el clima actual y pasado y las respuestas de los mismos dependiendo de la especie considerada y del sitio en el que se desarrollan. De esta manera, se puede comparar la forma e intensidad en que los factores ambientales afectan a los árboles de una misma especie de diferentes lugares (o regiones) o a diferentes especies de un mismo sitio.

Por otro lado, cabe destacar el potencial de los anillos de crecimiento como registros anuales e intra-anales del carbono, hidrógeno y oxígeno, entre otros elementos, extraídos del ambiente durante el período de activo crecimiento vegetal. El aire y el agua captados por el árbol son modificados sutilmente por el mismo como respuesta al ambiente variable en el que se desarrolla, y estas pequeñas variaciones pueden ser expresadas como cambios en las proporciones de los isótopos estables de los elementos que los componen (McCarroll & Loader, 2004). Los isótopos estables son aquellos isótopos de un elemento que no decaen mediante el proceso de liberación de radioactividad (Squeo & Ehleringer, 2004), por lo tanto sus contenidos y proporciones perduran en el tiempo. Los análisis de las proporciones de isótopos estables ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$; $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$) en la materia orgánica de los árboles, permiten ampliar el conocimiento acerca de cómo el medio ambiente o la variabilidad de los factores ambientales inciden en su formación (McCarroll & Loader, 2004). Particularmente, la relación $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ($\delta^{13}\text{C}$) depende de factores que afectan la captación de CO_2 durante la fotosíntesis y son controlados principalmente por la conductancia estomática (g) y la tasa de carboxilación o asimilación de CO_2 (A) (Farquhar et al., 1989). De esta manera, el estudio del $\delta^{13}\text{C}$ en plantas leñosas ofrece valiosa información para estudiar cómo los cambios ambientales, en particular las variaciones en la temperatura, la precipitación y el aumento de la concentración de CO_2 en la atmósfera, afectan el desarrollo de los árboles y el uso que estos hacen del agua a través del tiempo (p. e.j., Francey & Farquhar, 1982; Leavitt & Long, 1983; Silva & Horwath, 2013; Saurer et al., 2014; van der Sleen et al., 2014; Frank et al., 2015). En este sentido, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ permiten estimar la Eficiencia intrínseca del Uso del Agua (EiUA) de los árboles, que se define como la cantidad de carbono asimilado por unidad de agua perdida (A/g) (Ehleringer et al., 1993), y el estudio de sus variaciones permite comprender e interpretar las respuestas fisiológicas del árbol al ambiente a lo largo del tiempo (Battipaglia et al., 2013; Silva & Anand, 2013). De esta manera, el análisis combinado del ancho de los

anillos de crecimiento y de sus composiciones isotópicas, proveerá información climática y ecológica sustancialmente mejor que el estudio aislado de los dos parámetros (Saurer et al., 1997; van der Sleen et al., 2014).

Finalmente, el uso de la dendrocronología para el estudio de los ecosistemas forestales, del clima y de sus relaciones, es relativamente nuevo en América del Sur, registrándose los primeros estudios sistemáticos de anillos de árboles en las regiones templadas de la Patagonia (p. ej., Schulman, 1956; LaMarche et al., 1979), aunque su desarrollo ha ido creciendo durante las últimas décadas (Roig & Villalba, 2008). Lo mismo sucede en el caso de los estudios de las composiciones de isótopos estables en anillos de crecimiento, registrándose en Patagonia sólo algunos trabajos que analizan los contenidos de $\delta^{13}\text{C}$ en los anillos de los árboles (p. e.j., Srur et al., 2008; Urrutia-Jalabert et al., 2015; Lavergne et al., 2017). Por este motivo, esta región se presenta como un área clave para estudiar los cambios climáticos y ambientales actuales y pasados mediante el análisis de las variaciones en el ancho de los anillos de crecimiento de los árboles y de sus composiciones isotópicas de carbono.

1.1.4 Fisiografía y bosques del norte de Patagonia andina

La Patagonia es una región geográfica ubicada en el extremo sur de América del Sur, que se extiende desde los 39° S hasta los 55° S y comprende territorios del extremo sur de Argentina y Chile. Particularmente, la Patagonia argentina abarca la región comprendida entre la cordillera de los Andes y el océano Atlántico (León et al., 1998), y puede dividirse en dos subregiones de acuerdo a sus características climáticas y de vegetación: la región de la Cordillera de Los Andes o Patagonia andina y la estepa patagónica o Patagonia extra-andina. Las características climáticas de esta región muestran patrones de variación espaciales y temporales, parcialmente explicados por influencias atmosféricas, topográficas y oceánicas (Roig & Villalba, 2008). Los mayores determinantes del clima en el norte de Patagonia son el Cinturón Ciclónico Antártico, la celda Pacífica de alta presión del sudeste y la Cordillera de los Andes, que actúa como barrera orográfica a los vientos del Pacífico en sentido oeste-este (Prohaska, 1976; Aceituno, 1988; Villalba, 1990). Las masas de aire húmedo provenientes del océano Pacífico son denominados vientos del oeste o “westerlies”, y constituyen el elemento meteorológico predominante en la región. La cordillera representa una efectiva barrera a estos vientos, lo que produce que las precipitaciones varíen entre 4000 a 6000 mm anuales en las laderas occidentales (Chile) a 200 mm tan solo 100 km al este de las crestas de los Andes en el lado argentino (Almeyda

& Saez, 1958; Barros et al., 1983). El régimen de precipitaciones del sector de Patagonia norte está principalmente regulado por el desplazamiento estacional del centro de alta presión del océano Pacífico. De esta manera, durante los meses de invierno, el centro de alta presión migra hacia latitudes más bajas intensificando el ingreso de los vientos predominantes del oeste en la región de Patagonia norte. Este aumento de los westerlies cargados de humedad del Pacífico, producen un aumento de las precipitaciones en forma de lluvia y nieve durante este período, principalmente en el lado occidental de la Cordillera de Los Andes (Chile) y en las zonas de altitud del sector oriental (Argentina). Durante los meses de primavera-verano el desplazamiento del centro de alta presión hacia mayores latitudes limita el ingreso de masas de aire húmedo, principalmente en la provincia de Neuquén, produciendo un déficit hídrico durante estos meses (Garreaud & Aceituno, 2007). Así, la región de Patagonia norte andina se caracteriza por inviernos húmedos y fríos y por veranos secos y cálidos.

Los bosques templados del norte de Patagonia andina forman parte de los bosques subantárticos o andino patagónicos, limitando al oeste con el océano Pacífico y al este con la estepa patagónica en Argentina. Estos bosques se encuentran geográficamente aislados de otros bosques neotropicales, lo que explicaría la existencia del alto grado de especies endémicas en la región (Armesto et al., 1995). El gradiente climático impuesto por la topografía de la cordillera influye en la diversidad y distribución de la vegetación en el norte de Patagonia, siendo posible observar una gran diversidad de comunidades vegetales que responden a distintos factores ambientales, como tipo de suelo, humedad, vientos, exposición de laderas, altitud, entre otros, reflejando distintas exigencias ecológicas y factores limitantes (Gandullo, 2003; Roig & Villalba, 2008). Particularmente, las comunidades forestales se van progresivamente empobreciendo en especies arbóreas a medida que se avanza hacia el este de la Cordillera de Los Andes, hasta que son sustituídas abruptamente por vegetación de estepa (Roig, 1998; Roig & Villalba, 2008; Hadad, 2013). Este cambio en la vegetación en sentido oeste-este responde principalmente al fuerte gradiente de humedad presente en la región. Por otro lado, las condiciones más frías y húmedas prevalecen progresivamente hacia el sur (Roig & Villalba, 2008), lo que influye también en la composición de las especies forestales de los bosques subantárticos. En general, estos bosques están compuestos tanto de especies perennes como caducifolias, siendo el género *Nothofagus* el más abundante en especies. Sin embargo, diferentes comunidades vegetales han sido reconocidas y vinculadas a diferentes condiciones de

temperatura y humedad (p. ej., [Weinberger, 1973, 1977](#); [Conticello et al., 1997](#); [Gandullo et al., 2001, 2004](#); [Gandullo, 2003](#); [Peña & Gandullo, 2003](#); [Gandullo & Faggi, 2003, 2005](#); [Hadad, 2013](#)). Entre ellas se encuentran las diferentes comunidades a las que se asocia *Araucaria araucana* en el norte de Patagonia andina (p. ej., [Burns, 1991](#)).

1.1.4.1 Los bosques de Araucaria araucana

Araucaria araucana (Molina) K. Koch es una conífera perenne, endémica de la región norte de los bosques subantárticos de Argentina y Chile. Es comúnmente conocida como “Araucaria” o por su nombre mapuche como “Pehuén”. Se desarrolla en la región andina entre los 900 y 1800 m de altitud y entre los 37°20’ y 40°20’ de latitud sur ([Roig & Villalba, 2008](#)). En esta relativamente pequeña área de distribución, *A. araucana* crece en un amplio rango ecológico, dado que en su distribución meridional las precipitaciones varían desde más de 4000 mm/año en la vertiente occidental de Chile, a cerca de 1000 mm/año en la vertiente oriental de Argentina y hasta menos de 500 mm/año en contacto con la estepa patagónica (Fig. 1.1). En esta última zona, *A. araucana* forma bosques puros, relativamente abiertos y fragmentados ([Veblen et al., 1995](#); [Veblen et al., 1996](#); [Bekessy et al., 2004](#); [Hadad, 2013](#)).

A. araucana es un árbol cuyos individuos pueden alcanzar 40 metros de altura, 2 metros de diámetro de tronco y edades varias veces centenarias ([Veblen et al., 1996](#)) y hasta milenarias ([Aguilera-Betti et al., 2017](#)) (Fig. 1.2). Árboles de aproximadamente 900 años de edad han sido encontrados en bosques marginales de afloramientos rocosos en contacto con la estepa patagónica en Argentina ([LaMarche et al., 1979](#); [Roig & Villalba, 2008](#); [Hadad et al., 2015](#)). *Araucaria* es una especie diclino dioica, es decir que sus individuos femeninos y masculinos se encuentran en pies separados. Según [Muñoz Ibañez \(1984\)](#), *Araucaria* puede alcanzar su madurez sexual a partir de los 30 años de edad, luego de lo cual presenta ciclos de producciones extraordinarias de semillas (años “masting”) que se dispersan gravimétricamente o zoocóricamente ([Sanguinetti & Kitzberger, 2009](#)). Se ha argumentado que fuerzas selectivas, como la eficacia en la polinización y/o la saciedad de los depredadores, están vinculadas a estos episodios “masting” con una alta sincronía regional ([Sanguinetti & Kitzberger, 2008](#)). Por otro lado, *A. araucana* desarrolla una gruesa corteza, de color pardo-grisácea, firme, dura y gruesa, organizada en forma de placas poliédricas ([Castro, 2009](#)), profundamente acanalada, resinosa y que puede alcanzar un espesor de hasta 10 cm ([Montaldo, 1974](#)). El espesor de la corteza se incrementa con la edad ([Donoso et al., 2008](#); [Arco Molina et al., 2016](#)) y sirve de protección a los tejidos

vivos del árbol (cambium vascular) contra efectos del fuego (Veblen et al., 1996; Aagesen, 2004; Roig & Villalba, 2008) y fríos extremos (Arco Molina, 2013; Arco Molina et al., 2016).

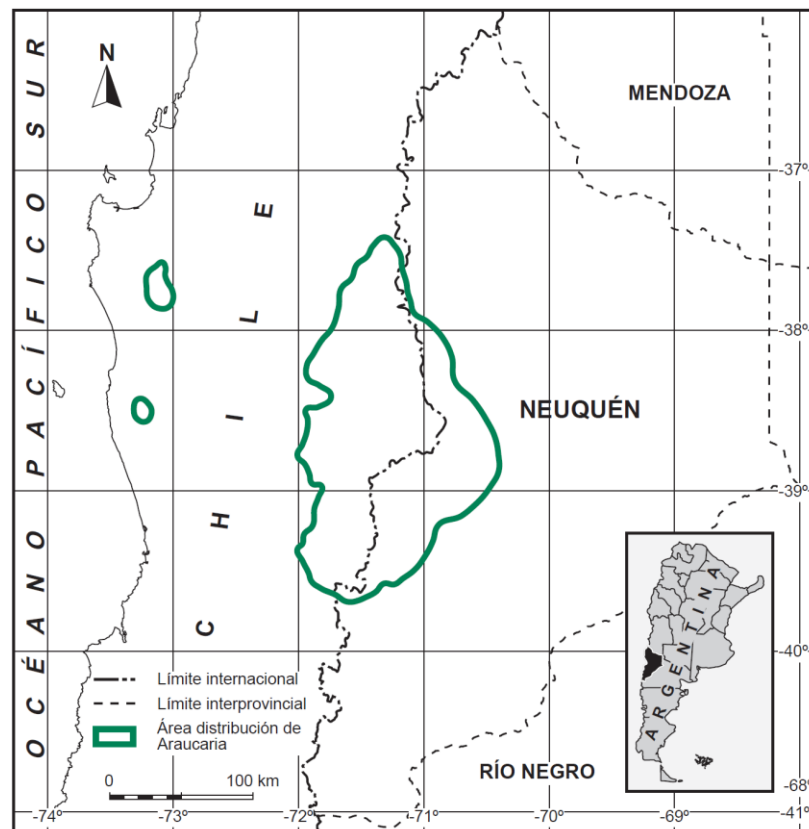


Figura 1.1. Mapa de distribución de *Araucaria araucana*.

A. araucana actualmente se considera en riesgo de extinción debido al efecto de varios factores biológicos y ambientales. Como factores biológicos intrínsecos de la especie, destacan su restringida distribución, su baja tasa de crecimiento y su limitada capacidad de dispersión de las semillas. Por otro lado, factores ambientales como el proceso de aridización regional causado por el fenómeno del cambio climático global, podrían estar interfiriendo en la regeneración de los bosques (Roig et al., 2014). Por todas estas razones, esta especie ha sido catalogada como protegida de acuerdo a las leyes N° 1890/91 y N° 2780/11 de la Provincia de Neuquén, y está presente en la Lista Roja de Especies

Amenazadas de la IUCN (International Union for Conservation of Nature) (<http://www.iucnredlist.org>) como una especie en peligro de extinción. Se la ha incluido también en el Apéndice I de CITES (Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora) (<http://www.cites.org/eng/app/appendices.shtml>), por lo que su aprovechamiento y comercialización están totalmente prohibidos, salvo en circunstancias excepcionales.

Se ha demostrado que *A. araucana* es una especie útil para realizar estudios dendrocronológicos de las relaciones entre el clima y el crecimiento de estos árboles, como así también ha sido utilizada como proxy climático para desarrollar reconstrucciones espaciales y temporales de la variabilidad de variables climáticas en la región de Patagonia norte (p. ej., [Roig & Villalba, 2008](#); [Mundo et al., 2012a, 2012b](#); [Hadad, 2013](#); [Muñoz et al., 2014](#); [Hadad et al., 2015](#); [Hadad & Roig, 2016](#)). Recientes estudios dendroclimáticos realizados en bosques de Araucaria de ambientes xéricos y en contacto con la estepa patagónica, sugieren que construir cronologías con un número equilibrado de individuos jóvenes y adultos optimiza la correlación con el clima respecto a cuando solo se consideran árboles adultos ([Hadad, 2013](#); [Hadad et al., 2015](#)). Estos estudios indican además que las cronologías de anillos de árboles en etapa juvenil (hasta ~120 años) manifiestan mayor intensidad de correlación al ser comparadas con el clima respecto a idénticas comparaciones que involucran cronologías de árboles adultos (121-270 años) o maduros (mayores de 270 años) ([Hadad et al., 2015](#)). Es decir que el crecimiento de las Araucarias en etapa juvenil registra una mayor sensibilidad a las variaciones climáticas, como por ejemplo la cantidad de agua en el suelo en cada año de crecimiento. Por otro lado, otro estudio llevado a cabo en los mismos bosques xéricos, sugiere diferencias significativas en el ancho de los anillos de crecimiento de las Araucarias en relación al sexo de los individuos y las condiciones climáticas ([Hadad & Roig, 2016](#)). Mientras que los árboles masculinos son más sensibles a la precipitación durante parte del período de crecimiento actual, los árboles femeninos parecen ser más sensibles a la temperatura del aire durante el período de crecimiento anterior. En este sentido, la sensibilidad del crecimiento de los anillos a la variabilidad del clima parecería ser dependiente del sexo ([Hadad et al., 2016](#)).

Estos resultados se han constatado solo para bosques “xéricos” de *A. araucana*, que representan el 33% del área de distribución en Argentina. El resto de estos bosques se encuentran en ambientes más húmedos por lo que pueden denominarse bosques “mésicos”

de *Araucaria* y están asociados en Argentina al flanco oriental de la cordillera de los Andes entre 37°43'S y 40°23'S, con condiciones de mayor precipitación y profundidad de suelos, diferencias en tasas de crecimiento, dinámica de rodal, densidad de individuos por área y modos de reproducción (Veblen et al., 1996; Sanguinetti, 2008; Mundo et al., 2012a; Juaneda, 2017). En este sentido, y en base a todo lo anteriormente expuesto, se torna relevante analizar y cuantificar la incidencia de las variaciones interanuales del clima y del CO₂ de la atmósfera en el crecimiento y fisiología de los bosques mésicos de *A. araucana*, en función de la edad de los árboles y del sexo. Esta información se constituirá en un aporte fundamental para el conocimiento de la autoecología de la especie, su relevancia en modelos de reconstrucción paleoclimática y paleoambiental en la región norte de Patagonia, en predicciones de cómo estos bosques se desarrollarán bajo los futuros escenarios de cambios en el clima y en criterios que permitan diseñar estrategias de manejo y preservación de esta especie en estado crítico de conservación.



Figura 1.2. Ejemplares de *Araucaria araucana* creciendo en el norte de Patagonia argentina.

1.2 HIPÓTESIS

Factores ambientales y ontogenéticos influyen en el crecimiento y desarrollo de los árboles y de los bosques a nivel global interactuado con variaciones climáticas actuales y proyecciones de cambio climático futuro. Por lo expuesto, se plantea la siguiente hipótesis general:

- Factores ambientales y ontogenéticos influyen en la respuesta del crecimiento radial y fisiológica de *A. araucana* a las variaciones climáticas y aumento de CO₂ atmosférico en el norte de Patagonia, y determinan posibles respuestas de la especie ante futuros cambios climáticos (*Capítulos II, III y IV*)

En base a esta hipótesis general se plantean las siguientes hipótesis que guían los contenidos de cada capítulo:

- El crecimiento radial de los árboles de *A. araucana* de ambiente mésico varía en función de factores ontogenéticos como la edad y el sexo (*Capítulo II*)
- El crecimiento radial de *A. araucana* de ambiente mésico tiene diferente intensidad de respuesta al clima dependiendo de la edad y el sexo de los árboles (*Capítulo III*)
- Las variaciones climáticas ocurridas en el norte de Patagonia y el aumento global de las concentraciones de CO₂ de la atmósfera durante el último siglo, son responsables de variaciones en las tendencias de largo plazo de la Eficiencia intrínseca del Uso del Agua (EiUA) y del crecimiento radial de los árboles de *A. araucana* (*Capítulo IV*)
- Las variaciones en la EiUA tienen diferente intensidad de respuesta dependiendo de la edad de los individuos y de las condiciones ambientales donde se desarrollan (*Capítulo IV*)

1.3 OBJETIVOS

1.3.1 Objetivo general

Analizar la respuesta del crecimiento radial y la respuesta fisiológica de *A. araucana* a las variaciones ambientales en relación a la edad de los individuos en bosques mésicos del norte de Patagonia, mediante análisis de los anillos de crecimiento y sus composiciones de isótopos estables de carbono.

1.3.2 Objetivos específicos

- Desarrollar cronologías de ancho de anillos de crecimiento para ocho localidades de bosque mésico de *A. araucana* del norte de Patagonia, separadas según clases de edad y sexo (*Capítulo II*)
- Relacionar las cronologías de ancho de anillos por clases de edad y por sexo con datos instrumentales de clima e índices atmosféricos (*Capítulo III*)

- Analizar la relación $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ($\delta^{13}\text{C}$) de los anillos de crecimiento de árboles de distintas edades creciendo en ambientes méxicos y xéricos durante el siglo XX (*Capítulo IV*)
- Vincular los valores de $\delta^{13}\text{C}$ a las respuestas fisiológicas de *A. araucana* al ambiente y estimar la Eficiencia intrínseca del Uso del Agua (EiUA) (*Capítulo IV*)
- Analizar las variaciones en la EiUA y sus tendencias entre individuos de distintas clases de edad y entre sitios de muestreo (*Capítulo IV*)
- Comparar las series temporales de EiUA con datos climáticos instrumentales disponibles para la región y valores históricos de concentración de CO_2 en la atmósfera y su correspondiente fracción de $\delta^{13}\text{C}$ ($\delta^{13}\text{C}_{\text{atm}}$) (*Capítulo IV*)
- Con la información generada, establecer un modelo conceptual que explique las respuestas del crecimiento y de la EiUA de *A. araucana* a los factores ambientales según la clase de edad, el sexo de los árboles y las condiciones de sitio donde se desarrollan, con particular atención a la evolución de las variables climáticas durante el siglo XX (*Capítulo V*)

1.4 ORGANIZACIÓN DE LA TESIS

La Tesis está organizada en cinco capítulos:

- Capítulo I: Se presenta el marco teórico general que guía el desarrollo de la Tesis. También se enuncian la hipótesis general, las hipótesis de trabajo, objetivo general y objetivos específicos
- Capítulo II: Se identifica la estructura de los bosques méxicos de *A. araucana* y se analiza el crecimiento radial de los árboles según los sitios, la edad y el sexo, a diferentes escalas temporales
- Capítulo III: Se analizan las respuestas del crecimiento radial de *A. araucana* a las principales variables climáticas y forzantes climáticos de la región, en función de características geográficas de los sitios y factores ontogenéticos de la especie
- Capítulo IV: A través de la medición de la composición de isótopos estables de carbono en los anillos de crecimiento, se analizan las respuestas fisiológicas de *A. araucana* al aumento del CO_2 de la atmósfera registrado principalmente durante el

último siglo, considerando edad y condiciones de sitio como factores de variación de estas respuestas

- Capítulo V: Se discuten los resultados más relevantes derivados de la Tesis y con ellos se establece un modelo conceptual que relaciona los factores, variables y relaciones más importantes que afectan el crecimiento y fisiología de los árboles de *A. araucana*. También se plantean posibles futuras líneas de investigación que se desprenden de los resultados obtenidos en el presente trabajo

1.5 DISEÑO DE MUESTREO GENERAL DE LA TESIS

En la presente Tesis se plantea analizar las respuestas del crecimiento de *A. araucana* al ambiente en bosques mésicos del norte de Patagonia en función de factores ontogenéticos y ambientales. También se plantea analizar las respuestas fisiológicas de los árboles al ambiente a lo largo del gradiente latitudinal y de precipitación, considerando la edad de los individuos como factor de variación de estas respuestas.

Para ello, se seleccionaron ocho sitios de estudio correspondientes al tipo de bosque mésico, distribuidos de norte a sur a lo largo del área de distribución de la especie en Argentina. De esta manera, se intentó captar la mayor variabilidad posible en el crecimiento de los árboles debido a diferencias en las condiciones ambientales dadas por el gradiente latitudinal. A su vez, los sitios fueron seleccionados en función de características propias de sitios mésicos en la región, como la presencia de vegetación típica de ambientes húmedos, como así también en función de la presencia de la especie forestal *Nothofagus pumilio* (“Lenga”) que forma bosques mixtos con *A. araucana* y representan una asociación típica de sitios de mayor humedad. De esta manera, los sitios mésicos de *A. araucana* se diferenciaron de los sitios xéricos, donde la especie crece formando bosques abiertos y monoespecíficos en un sustrato rocoso y con presencia de vegetación de estepa. En cada uno de los ocho sitios de muestreo, se seleccionaron aquellas áreas de bosque donde la presencia de signos de disturbios, como fuego, ganadería, tala, entre otros, fue menor y donde todas las clases diamétricas y de sexos estuvieron bien representadas. De esta manera, el diseño de muestreo estuvo orientado a maximizar la señal climática contenida en los anillos de crecimiento de los árboles al incorporar árboles de distintas edades y sexos y al minimizar las señales debidas a disturbios. En cada una de estas áreas se determinaron de una a tres parcelas de 20 m x 30

m dependiendo de la densidad de árboles, procurando incluir más de 30 árboles por sitio. Cada uno de los árboles de *A. araucana* de diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 8 cm presentes en las parcelas fueron considerados para los análisis dendrocronológicos de este trabajo. Así, se intentó captar la mayor variabilidad de las respuestas del crecimiento al ambiente dependiendo de factores ontogenéticos como tamaño, edad y sexo. En general, este diseño de muestreo permitió analizar las respuestas del crecimiento de *A. araucana* de ambientes mésicos a factores ambientales como clima, forzantes climáticos y aumento del CO₂ atmosférico, considerando la ubicación de los sitios (latitud, altitud), el sexo y la edad como posibles factores de variación de estas respuestas. Estas respuestas del crecimiento radial de los árboles fueron evaluadas a través del análisis del ancho de sus anillos de crecimiento mediante la utilización de técnicas dendrocronológicas.

Por otro lado, para los análisis fisiológicos, como la Eficiencia intrínseca del Uso del Agua (EiUA), se seleccionaron dos de los ocho sitios mésico analizados en la presente Tesis y dos sitios de bosque xérico de *A. araucana* previamente analizados en otro trabajo ([Hadaad, 2013](#)). Tanto los dos sitios mésicos como los dos xéricos se ubicaron cada uno en los extremos latitudinales, es decir extremo norte y extremo sur, del área de distribución de *A. araucana* en Argentina. El gradiente latitudinal se vincula mayormente con el gradiente de temperatura norte-sur, mientras que el gradiente longitudinal está más fuertemente relacionado al gradiente de precipitación en sentido oeste-este. Así, este diseño de muestreo permitió captar la variabilidad en las respuestas fisiológicas en función de un gradiente latitudinal (sitios ubicados al norte vs sitios del sur) y longitudinal (sitios mésicos vs sitios xéricos). Por otro lado, dentro de cada sitio de muestreo se seleccionaron árboles de distintas clases de edad. Por cada sitio se consideraron cuatro árboles de edades más jóvenes (árboles adultos) y cuatro árboles de edades maduras (árboles maduros). De esta manera, fue posible evaluar las diferencias en las respuestas fisiológicas de los árboles a las variaciones en el ambiente dependiendo de la edad de los individuos. En todos los casos, las respuestas fisiológicas de *A. araucana* fueron analizadas a lo largo del siglo XX (1900 – 2014), período en el que se registraron los mayores cambios climáticos y aumento de CO₂ atmosférico en la región y a nivel global. Así, este diseño de muestreo permitió analizar las respuestas fisiológicas de *A. araucana* a las variaciones en el clima (precipitación y temperatura) y aumento en la concentración de CO₂ de la atmósfera en el norte de Patagonia dependiendo de factores ambientales como condiciones de humedad y temperatura de los sitios donde se desarrollan y de factores ontogenéticos como edad y

tamaño. Estas respuestas fisiológicas fueron estudiadas a través del análisis de la composición de isótopos estables de carbono en los anillos de crecimiento de los árboles (relación $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$).

Finalmente, el diseño de muestreo general estuvo orientado a revelar las diferencias en las respuestas del crecimiento al ambiente de árboles de *A. araucana* de sitios méxicos entre distintas edades y sexos a lo largo del área de distribución de la especie en sentido norte-sur, mientras que las diferencias en las respuestas fisiológicas fueron analizadas entre edades y entre sitios a lo largo del gradiente latitudinal, pero principalmente a lo largo del gradiente de precipitación oeste-este del norte de Patagonia.

CAPÍTULO II

Crecimiento radial de A. araucana según sitio, clase de edad y sexo

2.1 INTRODUCCIÓN

2.1.1 Estructura y dinámica de los bosques

La estructura, la composición y el patrón actual de un bosque pueden ser influenciados por muchos factores a lo largo de su historia de desarrollo, incluyendo las interacciones competitivas entre los árboles o las perturbaciones y las diferencias de los recursos disponibles (North et al., 2004). Estos factores inciden, a su vez, en el crecimiento de los árboles en particular y, en consecuencia, en la dinámica de los bosques en general (Lebourgeois et al., 2014). Los árboles de poblaciones naturales suelen exhibir una gran variación en el crecimiento y el análisis de esta variación es fundamental para la comprensión de la ecología forestal (Coomes & Allen, 2007). En este sentido, el crecimiento del árbol es un proceso biológico multifactorial ya que puede depender de varios factores internos y/o externos simultáneamente. Factores ontogenéticos como la edad, períodos reproductivos y sexo, entre otros, han sido informados como factores que afectan las tasas de crecimiento de los árboles a lo largo de su vida (Rossi et al., 2008) y modulan las respuestas de los individuos a la variabilidad del ambiente (Gómez-Aparicio et al., 2011; Aussenac et al., 2017). Por otro lado, factores externos como la densidad de árboles, la heterogeneidad en la distribución de los recursos dentro de un mismo sitio (Boyden et al., 2005) y las diferentes relaciones interespecíficas dentro de un mismo bosque (Gómez-Aparicio & Canham, 2008; Forrester, 2014), pueden también conducir a respuestas diferenciales del crecimiento de los árboles y de sus respuestas al ambiente, en particular el clima. Por ejemplo, la alta densidad de árboles puede implicar una alta competencia entre individuos por el agua, la luz y los nutrientes del suelo, afectando negativamente el crecimiento (Castagneri et al., 2008), pero por otro lado podría beneficiar el desarrollo de los árboles que se encuentran bajo el dosel superior al facilitar

mejores condiciones de crecimiento debido a la protección contra eventos de frío extremo, vientos fuertes y radiación solar directa (Rao et al., 1998; Aussenac, 2000). Por otro lado, factores como la topografía (Bunn et al., 2011) y la altitud (Levanič et al., 2009) han sido informados como factores de gran influencia en el crecimiento y desarrollo de los árboles. En este sentido, el crecimiento de los árboles y sus respuestas al ambiente pueden variar notablemente en bosques con edades y estructuras variables (p. ej., He & Duncan, 2000) y a lo largo de gradientes ambientales (p. ej., Peñuelas et al., 2008; Salzer et al., 2009; Suárez et al., 2015; Altman et al., 2017). Esta variación en las tasas de crecimiento y desarrollo de los árboles influye a su vez en la dinámica de los bosques generando diferentes estructuras y patrones de distribución de los árboles y de los bosques en general. Por lo tanto, la identificación de los patrones de crecimiento a nivel de árbol, como a nivel local y regional, y el análisis de sus tendencias a lo largo del tiempo, son cruciales para entender cómo los bosques se adaptarán a los escenarios de cambio climático actuales y futuros (Primicia et al., 2015).

2.1.2 Factores de influencia en el crecimiento

La necesidad creciente de conocer las diferentes respuestas del crecimiento de los árboles frente a factores internos de los individuos, como a factores ambientales, ha conducido a un aumento considerable de los estudios dirigidos a comprender mejor los cambios fisiológicos que experimentan los árboles a lo largo de su ciclo de vida (Bond, 2000). A pesar de este mayor esfuerzo llevado a cabo para entender estas variaciones en las respuestas, es aún difícil poder distinguir entre los efectos derivados de la edad, del tamaño y de los cambios ambientales, y más aún de los efectos derivados de las interacciones entre ellos (Bond, 2000). Por ejemplo, debido a que el tamaño generalmente aumenta con la edad, es difícil separar los efectos de la edad de los efectos del tamaño, ambos atributos vinculados al control de la asimilación de carbono y a la tasa de crecimiento de los árboles (Day et al., 2002; Mencuccini et al., 2005; Ryan et al., 2006). En este sentido, la productividad de los árboles disminuye a medida que los individuos crecen y envejecen, siendo este proceso explicado generalmente por la hipótesis de la resistencia hidráulica. Esta hipótesis propone que la resistencia hidráulica total aumenta a medida que los árboles crecen en altura debido a una combinación de factores como la gravedad, una mayor distancia en el recorrido del agua desde las raíces a la copa, una mayor tortuosidad del recorrido hidráulico por la presencia de tallos y ramas, entre otros (Bond, 2000). Este aumento en la resistencia hidráulica podría reducir el agua disponible

para la transpiración, limitando la conductancia estomática y como consecuencia la fotosíntesis (Bond, 2000), lo que resultaría finalmente en una posible reducción del crecimiento. Sin embargo, estos procesos pueden variar dependiendo de las especies, de las interacciones entre ellas, de las condiciones de sitio y de micrositio y de las variables ambientales y sus variaciones a lo largo del tiempo. Por otro lado, otro rasgo asociado a las tasas de crecimiento y asignación diferencial de recursos dentro del árbol, es el relacionado a la diferenciación sexual y las fases reproductivas. En general, las fases reproductivas de los árboles no están relacionadas con sus fases de crecimiento, pero la diferenciación sexual y la producción de frutos se asocian a menudo con incrementos temporales en la fotosíntesis y disminuciones de las tasas de crecimiento (Bond, 2000). De esta manera, la máxima capacidad reproductiva se alcanza después que ocurre la mayor tasa de crecimiento en altura pero antes que se alcance la máxima altura (Bond, 2000). Es decir que la capacidad reproductiva de los árboles está ligada tanto a la edad de los individuos, al tamaño, como a las tasas de crecimiento de los mismos, lo que hace que el momento en que se alcanza la madurez sexual varíe mucho entre las especies y dentro de las mismas especies pero en diferentes condiciones de sitio y de micrositio. Por ejemplo, en árboles jóvenes con acceso a mejores condiciones de luz y recursos del suelo, la productividad aumenta rápidamente siendo posible alcanzar la madurez sexual mucho antes respecto de aquellos que se encuentran creciendo en condiciones subóptimas para el desarrollo dentro del mismo sitio. Es decir, que la maduración sexual y la reproducción conllevan un costo que obliga a los árboles a compensar entre la fecundidad, la supervivencia y el crecimiento, afectando el estado y la aptitud de los árboles (Hossaert-McKey & Jarry, 1992; Silvertown & Dodd, 1999). La existencia de este costo de reproducción está ampliamente aceptado en la Biología (Jönsson & Tuomi, 1994; Silvertown & Dodd, 1999), pero la medición de tales costos y la cuantificación de la competencia con otras funciones dentro del individuo no son sencillas. Esto se debe, en parte, a que el costo de reproducción puede variar dependiendo de la disponibilidad de los recursos necesarios y de la capacidad del árbol de poder asignar dichos recursos a la reproducción y no a otra función (Willson, 1986). En este sentido, una de las maneras más tradicionales utilizadas para evaluar las diferencias en la asignación de recursos, es a través del análisis de las variaciones en los anillos anuales de crecimiento de los árboles (Fritts, 1976).

El crecimiento secundario de los árboles (xilema) está principalmente influenciado por el suministro de carbono del árbol, y por lo tanto, es extremadamente sensible a las variaciones en las condiciones ambientales, a la edad y tamaño de los individuos ([Rossi et al., 2008](#)). De esta manera, las variaciones en el crecimiento radial de los árboles pueden depender de la composición del bosque ([Pretzsch & Dieler, 2011](#)), de la intensidad de competencia entre árboles ([Linares et al., 2010](#); [Sánchez-Salguero et al., 2015](#)), de la edad y el tamaño de los individuos ([Carrer & Urbinati, 2004](#); [Szeicz & MacDonald, 1994](#); [Hadad et al., 2015](#)), y hasta del sexo de los mismos ([Hadad & Roig, 2016](#)). Esta sensibilidad diferencial de los árboles al ambiente implica que se adapten también diferencialmente a los diferentes niveles de estrés ambiental ([Galván et al., 2014b](#)). En este sentido, es relevante la identificación de las tendencias de crecimiento de los árboles y de los factores causantes de dicha variación evitando los sesgos de muestreo en el sitio. Para ello, la selección de los árboles dentro de un mismo sitio debe estar destinada a poder identificar los factores limitantes del crecimiento en ese sitio considerando cada condición de árbol en particular, como sexo, edad y tamaño, logrando de esta manera mejorar la señal ambiental contenida en sus anillos de crecimiento ([Bunn et al., 2011](#)).

Por otro lado, a pesar que las características particulares de cada árbol y de cada sitio pueden influir notablemente en las variaciones del crecimiento de los individuos, el clima sigue siendo uno de los factores más importantes que afectan el crecimiento de los árboles y de los bosques en general ([Fritts, 1976](#)). Particularmente en Patagonia, el clima ha sido mencionado como el principal factor ambiental que influye en el crecimiento de los árboles a lo largo de toda la región, por lo que el patrón de las variaciones interanuales del ancho de los anillos de crecimiento es frecuentemente similar entre todos los árboles ([Boninsegna et al., 2009](#)). Aún así, las diferentes especies tienen diferente sensibilidad climática, e incluso la misma especie muestra diferencias en la respuesta según su ubicación a lo largo de gradientes ambientales ([Boninsegna et al., 2009](#)). En este sentido, numerosos estudios recientes realizados en ambientes de montaña han sugerido que las condiciones climáticas y el crecimiento radial de los árboles están fuertemente influenciados por la altitud (p. ej., [Tardif et al., 2003](#); [Srur et al., 2008](#); [Levanič et al., 2009](#); [Mundo et al., 2012a](#); [Huo et al., 2017](#)). Por otro lado, los cambios climáticos y el aumento de CO₂ registrados durante el último siglo, también han sido mencionados como factores que influyen fuertemente en el crecimiento de los árboles, principalmente durante la segunda mitad del siglo XX ([Salzer et al., 2009](#); [Andreu-Hayles et al., 2011](#)). LaMarche

et al. (1984) sugirieron por primera vez, un posible efecto de “fertilización” de CO₂ en anillos de árboles producto del incremento del CO₂ atmosférico a partir de la Revolución Industrial. En este sentido, varios estudios han informado incrementos en las tasas de crecimiento de los árboles atribuyendo dicho proceso al efecto de “fertilización” (p. ej., Knapp et al., 2001; Huang et al., 2007), mientras que otros han encontrado efectos neutros y hasta negativos en el crecimiento (p. ej., D'Arrigo & Jacoby 1993; Tognetti et al., 2000; Andreu-Hayles et al., 2011; Nock et al., 2011; Lévesque et al., 2014). Estos antecedentes muestran que, a pesar que el aumento del CO₂ atmosférico es un fenómeno global, las respuestas de los árboles a las variaciones del CO₂ pueden ser muy diversas, evidenciando la influencia de otros factores en las respuestas de los mismos. Por otro lado, las variaciones simultáneas de otras variables ambientales, como la temperatura, precipitación, radiación, nutrientes del suelo, amplitud del período de crecimiento, entre otras, podrían también afectar el crecimiento de los árboles y sus respuestas al ambiente (Boisvenue & Running, 2006). Aún más, el aumento del crecimiento y del CO₂ son variables correlativas, por lo que los efectos de uno sobre el otro son difíciles de cuantificar (Brienen et al., 2012). Todo esto indica que la interpretación del efecto del aumento de CO₂ sobre el crecimiento de los árboles requiere de cierta cautela, ya que la diferenciación de los efectos de cada uno de los factores de influencia sobre las respuestas de los árboles es compleja. Otra posible fuente de error en las interpretaciones de las tendencias en el crecimiento y sus causas, puede estar dada por la elección de los métodos de muestreo, selección de sitios y de individuos, como así también por efectos propios de la dinámica del bosque (Brienen et al., 2012).

Finalmente, y en base a todo lo anteriormente expuesto, en la Figura 2.1 se muestra un esquema conceptual sintético de los principales factores ambientales o abióticos y factores bióticos que afectan el crecimiento de los árboles. Así, el análisis del crecimiento de los árboles en función de factores como la edad, el sexo, las condiciones de sitio y de micrositio, las variables topográficas y las variaciones ambientales experimentadas a lo largo del tiempo, es relevante para conocer las respuestas de los árboles y de los bosques en general ante futuros escenarios de cambio climático, identificando qué individuos o sitios serán más vulnerables y/o presentarán mejor capacidad de adaptación a los mismos.

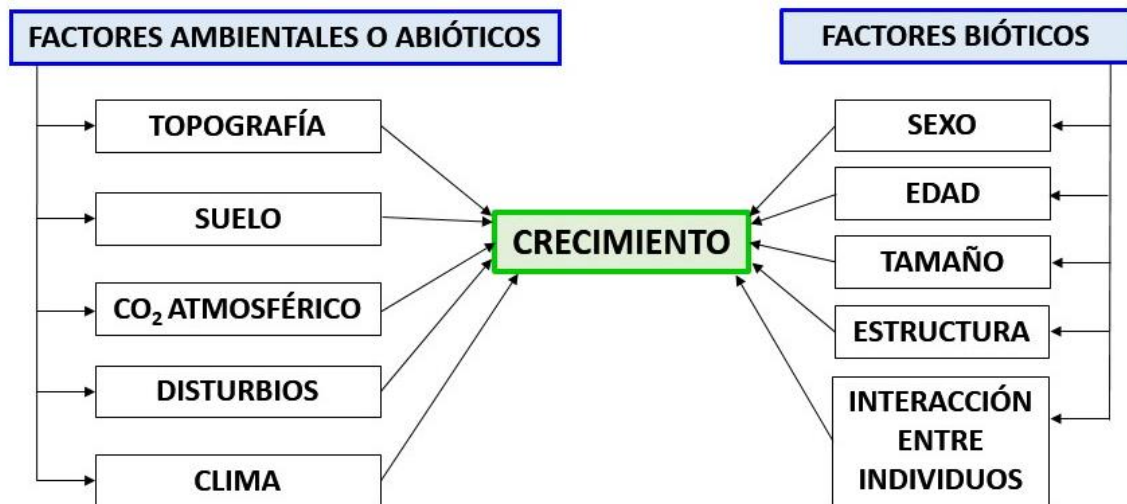


Figura 2.1. Esquema conceptual sintético de los principales factores que influyen en el crecimiento de los árboles.

2.2 OBJETIVOS

2.2.1 Objetivo general

Analizar el crecimiento radial de los bosques mésicos de *A. araucana* según el sitio de estudio, la edad, el sexo de los individuos, y establecer sus vinculaciones regionales.

2.2.2 Objetivos específicos

- Caracterizar ecológicamente los sitios de estudio de bosques mésicos de *A. araucana*
- Analizar la relación entre variables de crecimiento y ontogenéticas de los árboles de *A. araucana*
- Determinar la estructura de edad y de sexos de los bosques mésicos de *A. araucana*
- Desarrollar cronologías de ancho de anillos de crecimiento de *A. araucana* para cada sitio de estudio y establecer sus vinculaciones regionales
- Analizar el crecimiento radial regional de *A. araucana* en función del tiempo, edad y sexo

2.3 MATERIALES Y MÉTODOS

2.3.1 Selección de sitios y muestreo

Se seleccionaron los siguientes ocho sitios de estudio correspondientes al área de distribución del bosque mésico de *A. araucana* en la provincia de Neuquén, Argentina, entre los 37° y 40° de latitud Sur: Caviahue (CV), Las Lecheras (LL), Batea Mahuida (BM), Rucachoroi (RC), Verde Chico (VC), Valle El Salvo (VS), Senda a Rucachoroi (SR) y Pinalada Redonda (PR) (Fig. 2.2). Se seleccionaron aquellos sitios que no evidenciaron mayores signos de disturbios debido a la ganadería, incendios y tala. La Figura 2.3 muestra la ubicación de los sitios de estudio respecto del gradiente climático de precipitación y temperatura presente en la zona. En la Figura 2.4 se observan fotografías de cada uno de los sitios.

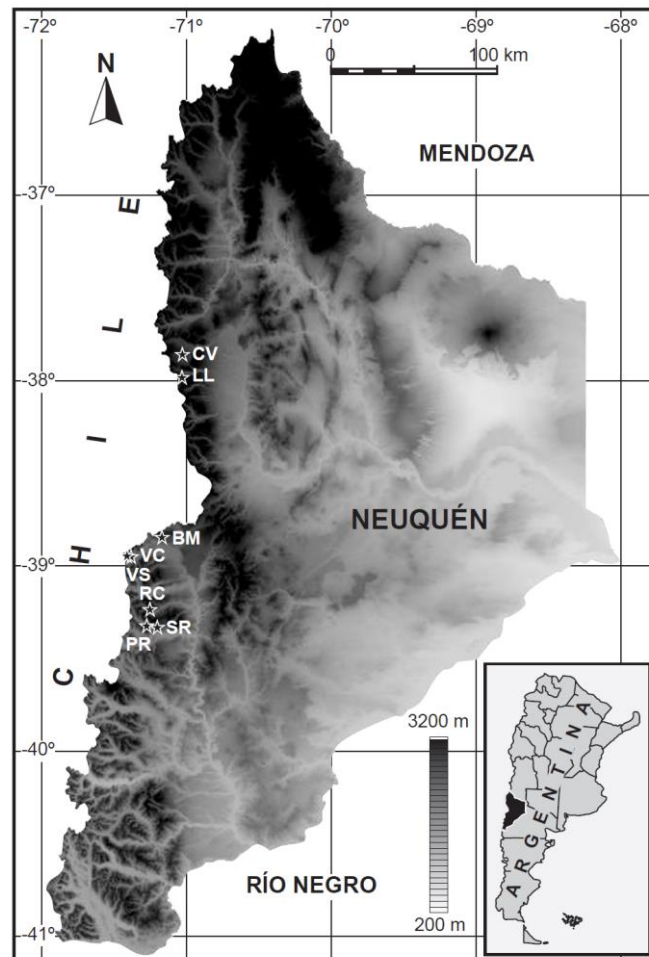


Figura 2.2. Ubicación de los sitios de estudio (estrellas). (Códigos de sitio: CV: Caviahue; LL: Las Lecheras; BM: Batea Mahuida; VC: Verde Chico; VS: Valle El Salvo; RC: Rucachoroi; PR: Pinalada Redonda; SR: Senda a Rucachoroi). La distinta gradación de grises corresponde a niveles altimétricos.

En cada sitio de estudio se determinaron de una a tres parcelas de 20 m x 30 m que tuvieran una buena representación de las distintas clases diamétricas de los individuos de *Araucaria*. Todos los árboles de las especies *A. araucana* y *N. pumilio* que presentaron diámetros a la altura del pecho (DAP) mayores o iguales a 8 cm dentro de cada parcela, fueron considerados para este estudio. Los árboles de *A. araucana* fueron individualizados y de cada uno se extrajeron dos muestras de madera a la altura del pecho desde el nivel del suelo (aproximadamente 1,3 m) mediante un barreno de incrementos de 5 mm de diámetro. Para cada individuo se midió el DAP y la altura total desde la base a la punta de la copa. También se identificó el sexo de los individuos mediante la observación de conos y se los clasificó en: 1) masculinos, 2) femeninos, 3) indiferenciados y 4) sin determinar. Los árboles “indiferenciados” corresponden a individuos que no han alcanzado aún su madurez sexual, mientras que los “sin determinar” son aquellos individuos de gran porte que por razones prácticas no se pudo observar la presencia de conos femeninos o masculinos a pesar que se asume podrían ya presentar diferenciación sexual.

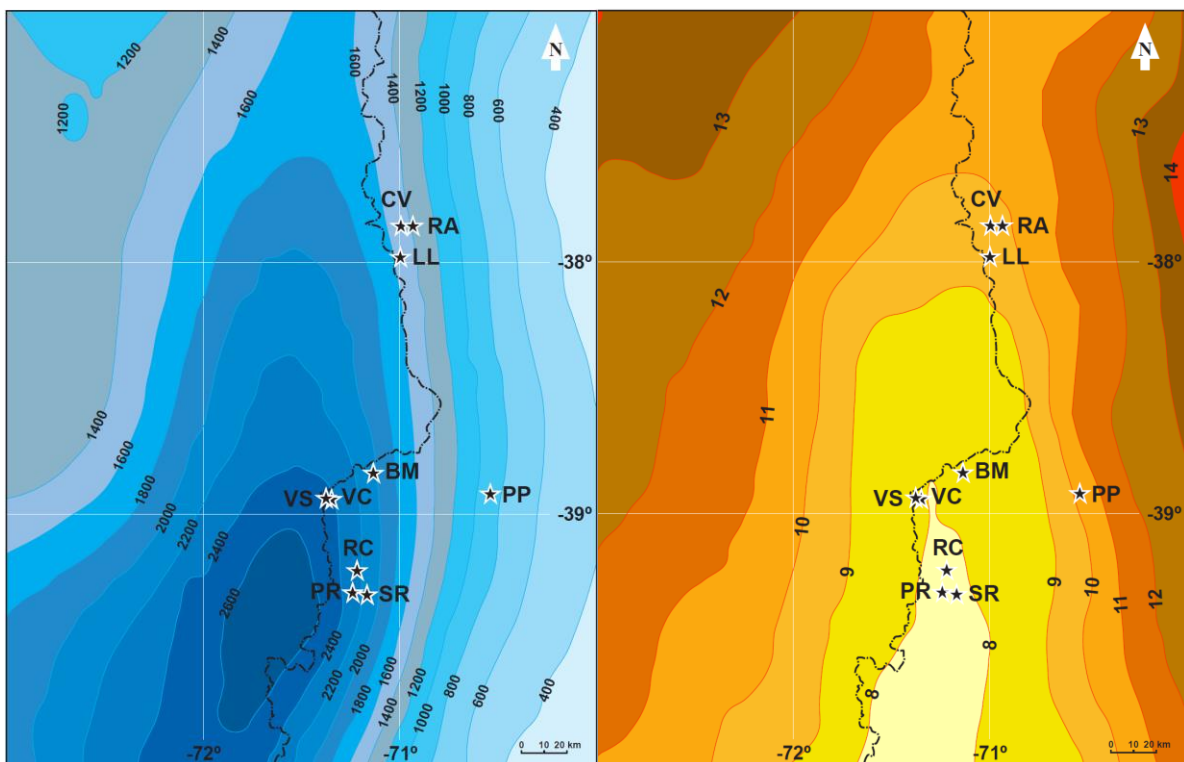


Figura 2.3. Ubicación de los sitios de estudio según el gradiente ambiental de precipitación total anual (mm) (izquierda) y temperatura media anual (°C) (derecha). (Códigos de sitio: CV: Cavihue; LL: Las Lecheras; BM: Batea Mahuida; VC: Verde Chico; VS: Valle El Salvo; RC: Rucachoroi; PR: Pinalada Redonda; SR: Senda a Rucachoroi; RA: Río Agrio; PP: Primeros Pinos). Imágenes adaptadas de Bianchi et al. (2016).



Figura 2.4. Fotos de los sitios de estudio (Códigos de sitio: CV: Caviahue; LL: Las Lecheras; BM: Batea Mahuida; VC: Verde Chico; VS: Valle El Salvo; RC: Rucachoroi; SR: Senda a Rucachoroi).

Además, dentro de cada parcela se delimitó una transecta de 30 m x 5 m en la que se contó el número de plantines de *A. araucana* presentes. Los mismos fueron clasificados según su altura en cuatro clases: 1) 0 a 20 cm, 2) 21 a 50 cm, 3) 51 a 100 cm y 4) más de 101 cm. Esto permitió caracterizar el sotobosque compuesto de plantas de *A. araucana*, diferenciándolo por estratos y estimar el estado de regeneración de cada sitio. En la Tabla 2.1 se muestran las características de cada uno de los sitios de estudio y de las parcelas determinadas.

Tabla 2.1. Características de los sitios de estudio y datos de árboles muestreados.

Sitios (Código)	Nº parcelas (Código)	Latitud S	Longitud O	Altitud (msnm)	Exposición ladera (°N)	Pendiente
Caviahue (CV)	1 (CV1)	37° 51' 11,4"	71° 02' 23,2"	1676	140°	15%
	2 (CV2)	37° 51' 7,5"	71° 02' 21,4"	1673	140°	3%
Las Lecheras (LL)	1 (LL2)	37° 58' 36,9"	71° 02' 26,3"	1605	180°	17%
	2 (LL3)	37° 58' 38,5"	71° 02' 33,3"	1675	185°	20°
	3 (LL4)	37° 58' 36,9"	71° 02' 44,4"	1702	O	21%
Batea Mahuida (BM)	1 (BM1)	38° 50' 1,62''	71° 10' 47,1"	1598	165°	20%
	2 (BM2)	38° 50' 2,88"	71° 10' 46,98"	1573	130°	10%
Valle El Salvo (VS)	1 (VS1)	38° 56' 3,6"	71° 25' 14,0"	1294	85°	35-40%
	2 (VS2)	38° 56' 48,1"	71° 23' 57,8"	1218	240°	15%
Verde Chico (VC)	1 (VC1)	38° 56' 19,5"	71° 23' 33,9"	1267	40°	30%
	2 (VC2)	38° 56' 14,9"	71° 23' 50,3"	1314	40°	35%
Rucachoroi (RC)	1 (RC1)	39° 13' 24,4"	71° 15' 47,8"	1214	SO	30%
	2 (RC2)	39° 13' 21,1"	71° 15' 44,7"	1374	235°	30%
	3 (RC3)	39° 13' 25,1"	71° 15' 47,9"	1322	O	32%
Pinalada Redonda (PR)	1 (PR1)	39° 18' 36,0"	71° 17' 05,7"	1100	60°	10%
Senda a Rucachoroi (SR)	1 (SR1)	39° 19' 07,0"	71° 12' 44,5"	1507	230°	30%

2.3.2 Trabajo de laboratorio

2.3.2.1 Preparación de muestras para análisis dendrocronológico

Las muestras de barreno fueron montadas y pegadas en varillas de madera diseñadas específicamente para tal fin. Una vez secas, se procedió a lijarlas con lijas de granulometría ascendente de 60 a 600, hasta perfecta identificación anatómica del límite entre los anillos de crecimiento.

2.3.2.2 Datación de los anillos de crecimiento y co-fechado

Los anillos fueron datados visualmente según protocolos tradicionales usados en dendrocronología (Stokes & Smiley, 1968; Cook & Kairiukstis, 1990). El co-fechado de los anillos de crecimiento se realizó usando técnicas visuales y estadísticas. Para el co-fechado visual, se identificaron diferentes tipos de anillos marcadores que facilitaron el proceso de datación debido a que se producen consistentemente dentro de un sitio o región (Fritts, 1976; Fritts & Swetnam, 1989). El co-fechado estadístico se realizó sobre las mediciones del ancho de los anillos de crecimiento y se explica en la sección 2.3.2.3. Las series que presentaron problemas para ser fechadas o co-fechadas no fueron consideradas.

2.3.2.3 Medición del ancho de los anillos de crecimiento

El ancho de los anillos de crecimiento fue medido mediante un equipo de medición (Velmex, USA) que alcanza una precisión de 0,001 mm. Estadísticamente, el control de calidad de las mediciones de las series de ancho de anillos fue realizado mediante el programa COFECHA (Holmes, 1983). Este programa estandariza en índice el valor de la medición original, eliminando la baja frecuencia de las series y maximizando la variabilidad interanual o de alta frecuencia mediante una transformación de los datos. Luego estas series de índices son comparadas simultáneamente. La similitud entre series, y por lo tanto, la verosimilitud de las dataciones de los anillos de crecimiento, fue comparada en períodos de 50 años superpuestos cada 25 años. Se consideró un valor de correlación mínimo de 0,32 para establecer similitud entre las series y por lo tanto verificar la veracidad de la datación. Valores por debajo de este umbral indicarían posibles problemas de datación debido a la presencia de anillos falsos, anillos ausentes o simplemente falta de sincronidad en el patrón de crecimiento de los árboles que se comparan. De esta forma, fue posible construir cronologías confiables en cuanto a sus dataciones y mediciones.

2.3.3 Cálculo de edad y determinación de clases de edad

La edad de los árboles se calculó contando los anillos presentes entre la corteza y la médula de todas las muestras analizadas por árbol. Para aquellas muestras que no presentaron la médula pero que contenían el arco interno cercano a la misma, se calculó el número de anillos faltantes mediante una modificación del método de Duncan (1989). Este método supone un crecimiento concéntrico del árbol en relación a la médula, por lo que puede asumirse que los límites de los anillos de crecimiento son arcos de circunferencias

centrados en la misma. El radio faltante (r) se estimó a través de la altura (h) y el largo (L) del arco formado por el último anillo visible en la muestra de madera (Fig. 2.5), mediante la siguiente ecuación:

$$r = (L^2/(8h)) + (h/2) \text{ (Ecuación 2.1)}$$

El número de anillos faltantes se calculó dividiendo el valor de r por el promedio del ancho del anillo de los primeros cinco anillos de crecimiento medidos (Fig. 2.5).

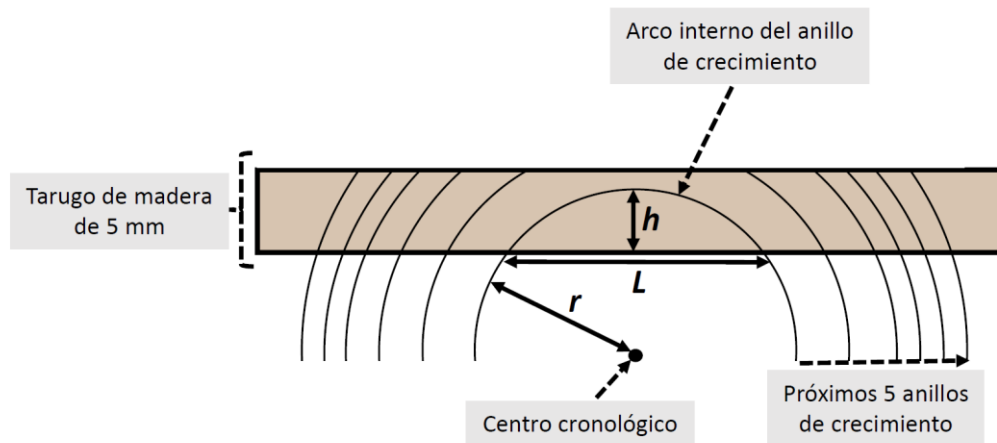


Figura 2.5. Diagrama teórico de una sección de la muestra de barreno de incrementos donde se indica la altura (h) y el largo (L) del arco interno formado por los anillos de crecimiento y el radio estimado (r) a partir de ambas variables. Imagen adaptada de Duncan (1989).

Aquellas series que no presentaron la médula o el arco interno no fueron consideradas para la determinación de las clases de edades ya que su edad no pudo ser estimada.

Para la determinación de las clases de edad, se plantearon dos metodologías. En primer lugar se siguió la metodología propuesta por Hadad et al. (2015). Según este método, se construye una curva regional de crecimiento (CRC) y luego se aplica el algoritmo de Fisher (Fisher, 1958) a dicha curva para identificar cambios en la varianza del crecimiento entre diferentes intervalos de edades. Para construir la curva regional de crecimiento de *A. araucana* se ordenaron las mediciones de ancho de anillos según la edad cambial, es decir, se ordenaron las mediciones a partir del año 1 de vida de cada serie. Para aquellas series que no llegaron a la médula pero para las cuales se pudo calcular el número de anillos faltantes, se corrigió la posición del primer anillo medido con el número de anillos

faltantes estimado. Luego, se ordenaron todas las series a partir del año 1 (edad cambial correspondiente al primer año de vida) y se calculó el promedio de ancho de anillos para cada edad cambial, construyendo de esta manera la curva regional de crecimiento (CRC) (Briffa & Melvin, 2011). De esta manera, la curva regional de crecimiento representaría la tendencia de crecimiento biológico natural de los árboles para un sitio o región (Briffa & Melvin, 2011), y sería posible identificar distintas fases o períodos de crecimiento a lo largo de la vida de los individuos que se relacionan con la edad de los mismos. En un primer lugar, se analizó si la curva regional de crecimiento describe colectivamente la tendencia de crecimiento biológico de *A. araucana* relacionada con la edad en los sitios mésicos. Para ello, se relacionó la media del incremento radial anual (IRA), o media del ancho de anillos de crecimiento, y el largo del segmento considerado para cada una de las series (Esper et al., 2003).

La segunda metodología se basó en el método propuesto por Matskovsky y Helama (2016) denominado Direct REConstruction Technique (DIRECT), desarrollado para transformar directamente las series de ancho de anillos en reconstrucciones paleoclimáticas. Es un método dendroclimático novedoso que incorpora no sólo los datos de ancho de anillos de crecimiento y del clima, sino también la edad cambial de los árboles. Los valores del IRA, la edad cambial y la temperatura media de los meses de enero, febrero, marzo y abril de la temporada de crecimiento actual, fueron representados en un gráfico de tres ejes. Estos meses fueron los que presentaron mejores coeficientes de correlación con los datos de IRA. Se seleccionó la temperatura media como variable climática ya que ha sido informada en estudios previos como una de las variables de mayor influencia en el crecimiento radial de *A. araucana* en individuos jóvenes de sitios xéricos (Hada et al., 2015). Así, se puede asumir que las diferencias en las respuestas del crecimiento al clima podrían verse maximizadas entre diferentes edades para los sitios mésicos analizados en el presente trabajo. Los datos de temperatura utilizados corresponden a los datos grillados del CRU TS 2.1 (Mitchell & Jones, 2005) para el período 1901-2012. Luego, mediante regresiones lineales simples, se determinó la relación entre el IRA y la temperatura media en función de distintas categorías de edad. De esta manera, se identificó si el crecimiento radial de los árboles responde de manera diferente a la temperatura en función de la edad de los mismos e independientemente del año calendario de formación del anillo de crecimiento.

2.3.4 Construcción de cronologías

2.3.4.1 Cronologías de índice de ancho de anillo

Debido a que la variabilidad de los anillos de crecimiento no es solo afectada por factores climáticos, sino también por la edad y procesos de dinámica del bosque (Fritts, 1976), las series de mediciones fueron tratadas estadísticamente. Para ello, y con intención de estudiar relaciones entre el crecimiento y el clima (Capítulo III), se hace necesario remover aquellas influencias que no pueden explicarse por influencia del clima (tales como las derivadas por efecto de competencia entre árboles o la relativa a las formas de crecimiento asociadas a la edad biológica del árbol). Este tratamiento de transformación de las curvas se denomina estandarización (Cook, 1985) y tiene como propósito remover las señales no climáticas que pueden contener las series de mediciones originales del ancho de los anillos de crecimiento. La estandarización involucra el ajuste de una curva o una recta (métodos determinísticos) o la aplicación de filtros de baja frecuencia a la serie de ancho de anillos (métodos estocásticos), y la generación de índices anuales calculados como el cociente del valor observado y el esperado por el ajuste para cada año (Cook & Kairiukstis, 1990). Así, la estandarización tiene como finalidad la construcción de índices adimensionales que reducen la variabilidad entre las series eliminando o disminuyendo las variaciones del crecimiento entre los diferentes individuos relacionadas tanto a la tendencia biológica del crecimiento (p. ej., considerando el mismo período de tiempo, los árboles más viejos tienden a tener anillos más angostos que individuos más jóvenes) (Fritts, 1976), como a las influencias ambientales (p. ej., árboles suprimidos tienen menores crecimientos que árboles dominantes).

En bosques cerrados, donde el componente no climático de las series anuales de ancho de anillos se vuelve cada vez más complejo y variable debido a los efectos de competencia entre los árboles, tal como ocurre en los sitios de estudio del presente trabajo, se ha sugerido la aplicación de métodos de estandarización altamente flexibles para remover dichas tendencias no climáticas (Cook & Peters, 1981). En este sentido, las series de ancho de anillos fueron estandarizadas mediante la aplicación de un spline suavizado con frecuencia de corte de 0,5 (frecuencia a la que se retiene, o se elimina, el 50% de la amplitud de una señal) y período de respuesta del 67% del largo de cada serie, valor sugerido por Cook (1985). De esta manera, índices de ancho de anillos de crecimiento fueron calculados y las cronologías fueron construidas mediante las funciones del paquete “dplR” (Bunn, 2008). Dos versiones de cronologías fueron producidas: Estándar y

Residual. Las cronologías residuales tienen en cuenta la autocorrelación de las series y se construyen a partir de los residuos del modelo autorregresivo de las series estandarizadas.

Luego, para cada una de las cronologías desarrolladas, se calcularon los estadísticos EPS (Expressed Population Signal) y RBAR (Wigley et al., 1984). El primero proporciona una estimación del grado de semejanza entre una cronología media basada en un número finito de árboles y la cronología hipotéticamente perfecta basada en un número infinito de árboles, mientras que el segundo indica el coeficiente medio de correlación entre las series de índice de anillos de crecimiento. En general, valores de $\text{EPS} \geq 0,85$ identifican partes confiables de una cronología de ancho de anillos (Briffa & Jones, 1990). Tanto el RBAR como el EPS fueron computados utilizando ventanas móviles de 50 años con solapamientos de 25. También se calcularon la sensibilidad media, que mide la variabilidad anual de los anillos de crecimiento y la auto-correlación de primer orden, que es una medida de la asociación entre el crecimiento de un año determinado y su correspondiente predecesor.

Por otro lado, con el objetivo de evaluar el grado de similitud entre cronologías de distintos sitios y poder agruparlas de acuerdo a su semejanza basada en el crecimiento radial expresado por el ancho de los anillos de crecimiento, se utilizaron técnicas de correlación y multivariadas. Para ello, se determinó el período común de comparación de las cronologías como aquel período en el que todas las cronologías presentaron un $\text{EPS} \geq 0,85$. Las cronologías residuales de cada sitio fueron comparadas inicialmente mediante análisis de correlación de Pearson. Luego, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) (Cooley & Lohnes, 1971), técnica estadística utilizada para reducir la dimensionalidad de un conjunto de datos pero reteniendo la máxima variabilidad entre ellos. Así, la varianza de mayor tamaño es capturada en el primer eje (llamado el primer Componente Principal), la segunda varianza más grande es retenida en el segundo eje, y así sucesivamente. Cabe mencionar, que cuando se trabaja con datos dendrocronológicos, es decir, con series temporales de ancho de anillos o índices de anillos de crecimiento, las series temporales son consideradas como variables mientras que los años calendario son considerados como casos (García-González et al., 1997). El Análisis de Componentes Principales fue realizado utilizando la función “princomp” del paquete estadístico “stats” de R (R Core Team, 2016). Luego, una vez identificadas las agrupaciones de los sitios, se construyeron cronologías de cada uno de los grupos. También se calcularon los estadísticos EPS y RBAR para cada cronología.

2.3.4.2 Cronologías de incremento de área basal

Por otro lado, para cada uno de los grupos, los anchos de anillos de crecimiento fueron convertidos en incrementos de área basal (IAB) mediante la siguiente ecuación:

$$\text{IAB}_t = \pi R_t^2 - \pi R_{t-1}^2 \quad (\text{Ecuación 2.2})$$

donde R_t es el radio al final del crecimiento anual y R_{t-1} es el radio al comienzo del incremento anual (Biondi & Qeadan, 2008). Las cronologías de IAB fueron construidas utilizando el paquete “dplR” (Bunn, 2008). El IAB, a diferencia del ancho de los anillos de crecimiento, no evidencia declives biológicos a medida que el árbol crece (Biondi & Qeadan, 2008). Por este motivo, los valores de IAB son frecuentemente utilizados para conocer las tendencias de crecimiento de los árboles y/o de un bosque en particular (p. ej., Jump et al., 2006; Vöelker et al., 2008; Silva et al., 2010; Rodríguez-Catón et al., 2015; Urrutia-Jalabert et al., 2015), ya que tendencias negativas en la curva de IAB podrían indicar un verdadero decaimiento en el crecimiento.

2.3.5 Análisis estadísticos

La presencia relativa de las especies forestales *A. araucana* (Araucaria) y *Nothofagus pumilio* (Lenga), la presencia relativa de plantines de Araucaria del sotobosque y la proporción de individuos de Araucaria de distintos sexos en cada uno de los sitios de estudio, se analizaron mediante tablas de contingencia. La significancia estadística de la diferencia entre proporciones fue evaluada mediante la prueba Chi Cuadrado de Pearson, con un nivel de significancia de 0,05. La medida de asociación entre variables fue analizada mediante el Coeficiente de Contingencia de Pearson (C). Este coeficiente no se ve afectado por el tamaño de la muestra y toma valores entre 0 y 1. Si las variables son independientes entre sí, C es igual a 0, mientras que a mayor asociación entre las variables, mayor es el valor de C.

Para cada sitio de estudio se analizó la relación entre diámetro y edad, entre altura y edad, y entre altura y diámetro mediante regresiones lineales simples para conocer las curvas locales de cada sitio. Por otro lado, se desarrolló un modelo altura-diámetro generalizado. Una función o modelo generalizado de altura-diámetro estima la relación específica entre las alturas y los diámetros individuales de los árboles considerando las diferencias entre los sitios. Para ello, se aplicó un Modelo Lineal de Efectos Mixtos. Estos modelos

representan una valiosa metodología para el análisis de respuestas que involucran muchas fuentes de variabilidad, ya que incorporan variables de efectos fijos (los valores son independientes entre observaciones) y de efectos aleatorios (asumen cierta relación entre las observaciones realizadas dentro de la misma unidad de muestreo). De esta manera, la incorporación de la estructura jerárquica de los datos (efectos aleatorios) en el análisis permite reducir la interdependencia entre las mediciones de una misma unidad de muestreo (Seoane, 2014). Los Modelos Lineales de Efectos Mixtos permiten, a su vez, determinar el efecto real de los factores que afectan un proceso o variable, evitando incorporar fuentes irrelevantes de variabilidad (Venables & Ripley, 2002). En este sentido, el modelo conceptual para la altura total de los árboles fue el siguiente:

$$\text{Altura} \sim \text{Efectos fijos (Diámetro + Sexo)} + \text{Efectos aleatorios (Sitio)}$$

El modelo fue estimado con la función “lme” del paquete “nlme” (Pinheiro et al., 2017). Las variables fueron previamente centradas y normalizadas para facilitar su comparación independientemente de la unidad de medida.

Por otro lado, la comparación de medias de distintas variables como la altura, el diámetro y la edad entre sitios, el incremento radial anual (IRA) entre sitios, entre sexos y entre clases de edad, y la edad entre sexos, se realizó mediante el análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis y las diferencias fueron analizadas mediante el test *post-hoc* de Dunn (Pohlert, 2014) en algunos casos y mediante el test de Conover (1999) en otros.

Las tendencias en las series de incremento radial anual (IRA) e incremento de área basal (IAB) se analizaron mediante la prueba de tendencias no paramétrica de Mann-Kendall utilizando la función mkTrend del paquete “fume” (Santander Meteorology Group, 2012). Este método tiene en cuenta el efecto de autocorrelación temporal de las series basado en la corrección propuesta por Hamed y Rao (1998). El coeficiente Tau de Kendall evalúa las asociaciones estadísticas basadas en los rangos de los datos y toma valores entre -1 y 1. Las correlaciones positivas significan que los rangos de ambas variables están aumentando mientras que las correlaciones negativas significan que a medida que aumenta el rango de una variable, la otra variable disminuye. La pendiente de Sen (Sen, 1968) también fue determinada y representa la pendiente media que une todos los pares de observaciones y da la tasa de cambio de las variables. Además, con el fin identificar un posible cambio en la tendencia central de las series a lo largo del tiempo, se realizó la prueba no paramétrica

de Pettitt ([Pettitt, 1979](#)). Esta prueba se utiliza comúnmente para detectar un único punto de cambio en series de tiempo.

El crecimiento radial de los árboles de los distintos grupos intrarregionales según el sexo, la edad y a lo largo del tiempo, se analizó calculando la frecuencia relativa de los valores de incremento radial anual (IRA) de cada clase de árboles analizada. Al utilizar el IRA para comparar el crecimiento y analizar sus tendencias, se evitan posibles diferencias debido a los métodos de estandarización dendrocronológicos. Para el cálculo de las frecuencias relativas se consideró el período común en el que las cronologías de IRA de cada grupo de comparación presentaron un $\text{EPS} \geq 0,85$. Se calculó también la Función de Distribución Acumulada (FDA) empírica para cada grupo considerado y las diferencias entre las FDA fueron evaluadas mediante la prueba no paramétrica de Kolmogorov-Smirnov ([Chakravarti et al., 1967](#)).

Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa estadístico R ([R Core Team, 2016](#)), mediante la utilización de diferentes paquetes y funciones.

2.4 RESULTADOS

2.4.1 Caracterización de los sitios de estudio

2.4.1.1 Densidad de árboles

En la Tabla 2.2 se muestra el número de árboles de cada una de las parcelas determinadas en cada sitio de estudio, el área total relevada y la densidad de árboles por parcela y por sitio. Se observó que la densidad dentro de cada sitio fue muy variable, sobre todo en Las Lecheras y Verde Chico. En general, los sitios de muestreo presentaron densidades de árboles similares, que variaron entre 433 y 589 individuos/ha en Senda a Rucachoroi y Las Lecheras, respectivamente, excepto Pinalada Redonda que presentó una densidad de 1050 individuos/ha, valor notablemente superior al resto de los sitios.

Tabla 2.2. Densidad de árboles por parcela y densidad total de los sitios de estudio.

Sitios (Código)	Nº parcela	Nº árboles	Nº total árboles	Área (ha)	Densidad (árb/ha)	Densidad total (árb/ha)
Caviahue (CV)	1	34	57	0,06	566,67	475
	2	23		0,06	383,33	
Las Lecheras (LL)	1	28	106	0,06	466,67	588,89
	2	28		0,06	466,67	
	3	50		0,06	833,33	
Batea Mahuida (BM)	1	29	58	0,06	483,33	483,33
	2	29		0,06	483,33	
Valle El Salvo (VS)	1	21	54	0,06	350	450
	2	33		0,06	550	
Verde Chico (VC)	1	43	67	0,06	716,67	558,33
	2	24		0,06	400	
Rucachoroi (RC)	1	28	81	0,06	466,67	540
	2	19		0,03	633,33	
	3	34		0,06	566,67	
Pinalada Redonda (PR)	1	63	63	0,06	1050	1050
Senda a Rucachoroi (SR)	1	26	26	0,06	433,33	433,33

2.4.1.2 Diversidad de especies forestales

Todos los sitios de estudio pertenecen al subtipo de bosque “Bosque mixto de Pehuén-Lenga” (*Araucaria araucana*-*Nothofagus pumilio*) (Burns, 1991), aunque sólo el 80% de las parcelas muestreadas presentaron ambas especies (Fig. 2.7).

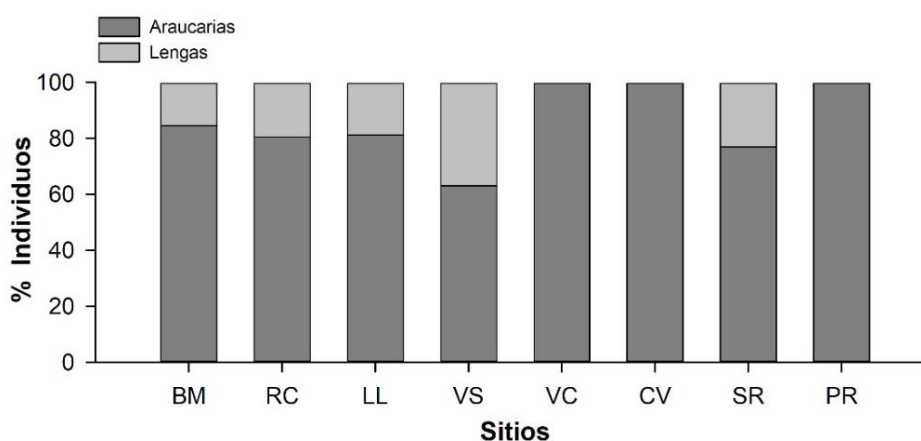


Figura 2.7. Presencia porcentual relativa de las dos especies forestales, *Araucaria araucana* (Araucaria) y *Nothofagus pumilio* (Lenga), en cada uno de los sitios de estudio (Códigos de sitio: CV: Caviahue; LL: Las Lecheras; BM: Batea Mahuida; VC: Verde Chico; VS: Valle El Salvo; RC: Rucachoroi; PR: Pinalada Redonda; SR: Senda a Rucachoroi).

La tabla de contingencia (Tabla 2.3) mostró que a pesar que existe relación entre la presencia de las dos especies y los sitios (Chi Cuadrado de Pearson $< 0,0001$), en todos los sitios la especie dominante fue *Araucaria*. El coeficiente C fue de 0,33, indicando una asociación media entre las variables “Especies” y “Sitios”.

Tabla 2.3. Frecuencias absolutas y frecuencias relativas por sitio de estudio de la presencia de *Araucaria araucana* (*Araucaria*) y *Nothofagus pumilio* (*Lenga*).

Especie	Sitios																Total	
	BM		CV		LL		PR		RC		SR		VC		VS			
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
<i>Araucaria</i>	49	84,48	57	100	86	81,13	63	100	66	80,49	20	76,92	67	100	34	62,96	442	86,16
<i>Lenga</i>	9	15,52	0	0	20	18,87	0	0	16	19,51	6	23,08	0	0	20	37,04	71	13,84
Total	58	100	5	100	106	100	63	100	82	100	26	100	67	100	54	100	513	100

BM: Batea Mahuida, CV: Caviahue, LL: Las Lecheras, PR: Pinalada Redonda, RC: Rucachoroi, SR: Senda a Rucachoroi, VC: Verde Chico, VS: Valle El Salvo

2.4.1.3 Diversidad de plantines de *A. araucana* del sotobosque

El sotobosque de plantas de *Araucaria* fue caracterizado según diferentes estratos. En los sitios Rucachoroi y Las Lecheras fueron seleccionadas 3 parcelas pero en sólo dos de ellas se determinó la transecta para el recuento de plantines. En Pinalada Redonda y Senda a Rucachoroi sólo una parcela fue muestreada, por lo tanto los datos de recuento de plantines corresponden a esa única parcela. Los resultados mostraron que, en general, a medida que aumentó la altura del plantín disminuyó su abundancia, como se observó en los totales de cada una de las alturas de la Tabla 2.4. La excepción estuvo dada en los sitios Rucachoroi y Valle El Salvo que presentaron más abundancia de plantines entre 21 y 50 cm que de 0 a 20 cm de altura. Por otro lado, Rucachoroi fue el sitio que presentó mayor número de plantines mientras que Valle El Salvo fue el que menos. Cabe destacar que el sitio Pinalada Redonda fue el segundo sitio con mayor abundancia de plantines a pesar de que los datos corresponden a una sola transecta de muestreo. El análisis estadístico de la tabla de contingencia indicó que existe relación entre las alturas de los plantines y los sitios de estudio (Chi Cuadrado de Pearson $< 0,0001$), mientras que el coeficiente C fue de 0,44, indicando una moderada relación entre las variables. El sitio Batea Mahuida no fue incluido en el análisis porque las categorías de altura determinadas no coincidieron con las del resto de los sitios y por lo tanto no pudieron ser comparadas.

Tabla 2.4. Frecuencias absolutas y frecuencias relativas por sitios de estudio de la presencia de plantines de *Araucaria araucana* según la altura de los individuos.

Altura (cm)	Sitios														Total	
	CV		LL		PR		RC		SR		VC		VS			
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
0 - 20	27	48,21	52	40,63	117	68,82	42	22,46	66	88,00	63	44,68	13	25,49	380	47,03
21 - 50	19	33,93	35	27,34	45	26,47	78	41,71	8	10,67	64	45,39	27	52,94	276	34,16
51 - 100	4	7,14	16	12,50	4	2,35	41	21,93	0	0	9	6,38	5	9,80	79	9,78
> 101	6	10,71	25	19,53	4	2,35	26	13,90	1	1,33	5	3,55	6	11,76	73	9,03
Total	56	100	128	100	170	100	187	100	75	100	141	100	51	100	808	100

CV: Caviahue, LL: Las Lecheras, PR: Pinalada Redonda, RC: Rucachoroi, SR: Senda a Rucachoroi, VC: Verde Chico, VS: Valle El Salvo

2.4.2 Distribución de sexos según sitios

En cada uno de los sitios, se identificaron los árboles de acuerdo al sexo. La Figura 2.8 muestra la distribución relativa de individuos de distinto sexo en cada sitio. Se observó que los individuos indiferenciados fueron los más abundantes en el 75% de los sitios, mientras que la proporción de individuos masculinos y femeninos fue similar en todos los casos. Las frecuencias absolutas de los distintos sexos mostraron que el ~61% de los árboles de *Araucaria* está representado por árboles indiferenciados mientras que el restante 39% por partes casi iguales de árboles masculinos y femeninos (Tabla 2.5). El análisis estadístico de la tabla de contingencia indicó que existe dependencia entre las variables “Sexo” y “Sitio” (Chi Cuadrado de Pearson = 0,0020) pero el grado de asociación entre las mismas es relativamente bajo ($C = 0,27$).

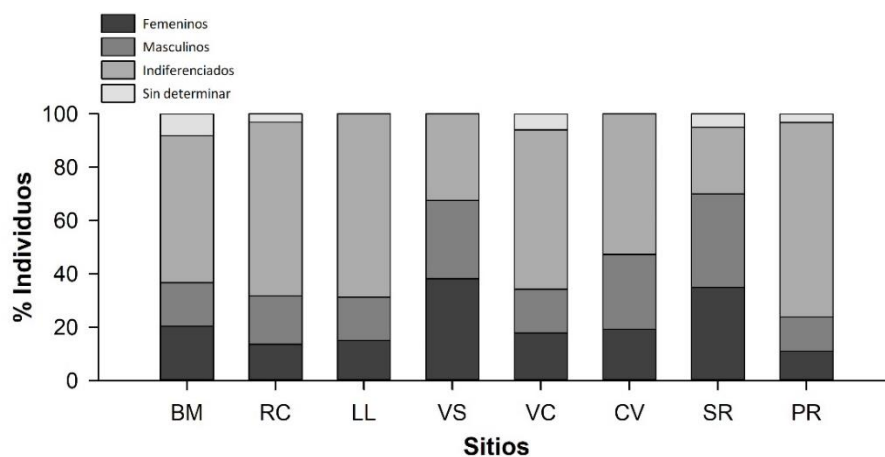


Figura 2.8. Presencia relativa porcentual de individuos de *Araucaria araucana* (%) según el sexo en cada uno de los sitios de estudio (Códigos de sitio: CV: Caviahue; LL: Las Lecheras; BM: Batea Mahuida; VC: Verde Chico; VS: Valle El Salvo; RC: Rucachoroi; PR: Pinalada Redonda; SR: Senda a Rucachoroi).

Tabla 2.5. Frecuencias absolutas y frecuencias relativas por sitio de estudio de la presencia de individuos de *Araucaria araucana* según el sexo.

Sexo	Sitios																Total	
	BM		CV		LL		PR		RC		SR		VC		VS			
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
F	10	22,22	11	19,30	13	15,12	7	11,48	9	14,06	7	36,84	12	19,05	13	38,24	82	19,11
M	8	17,78	16	28,07	14	16,28	8	13,11	12	18,75	7	36,84	11	17,46	10	29,41	86	20,05
I	27	60,00	30	52,63	59	68,60	46	75,41	43	67,19	5	26,32	40	63,49	11	32,35	261	60,84
Total	45	100	57	100	86	100	61	100	64	100	19	100	63	100	34	100	429	100

F: femeninos, M: masculinos, I: indiferenciados, BM: Batea Mahuida, CV: Cavihue, LL: Las Lecheras, PR: Pinalada Redonda, RC: Rucachoroi, SR: Senda a Rucachoroi, VC: Verde Chico, VS: Valle El Salvo

La razón de sexos masculinos/femeninos (M/F) en cada sitio de estudio fue 1,5 en Cavihue, 1,1 en Las Lecheras, 0,8 en Batea Mahuida, 1,3 en Rucachoroi, 0,9 en Verde Chico, 0,8 en Valle El Salvo, 1,1 en Pinalada Redonda y 1,0 en Senda a Rucachoroi. A nivel regional la razón M/F fue de 1:1.

2.4.3 Distribución de sexos según edades

La Figura 2.8 muestra la media de edad de cada clase sexual y sus desvíos estándar considerando todos los individuos de *A. araucana* de todos los sitios de estudio. Los individuos indiferenciados presentaron una media de edad de 164 años, los femeninos de 324 y los masculinos de 301 años. La prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis indicó que existen diferencias significativas entre las medias de las distintas clases de sexo ($H = 62,30$; $p\text{-valor} < 0,0001$). No se encontraron diferencias significativas entre las edades de los individuos masculinos y femeninos, pero sí entre éstos y los indiferenciados (Fig. 2.9). Los árboles femeninos fueron los que presentaron mayores desvíos estándar, indicando que estos individuos presentaron mayor variabilidad en las edades. Los árboles indiferenciados fueron los que menores desvíos estándar mostraron en función de la edad, indicando que el rango etario de distribución es menor. Lo mismo se evidenció en la Figura 2.10 que muestra las frecuencias de los individuos de las distintas clases de sexo según las categorías etarias. Se observó una mayor frecuencia de árboles indiferenciados en las categorías de edad más jóvenes, entre los 51 y 250 años, aunque se observó un individuo entre los 501 y 550 años de edad. Los árboles masculinos y femeninos se distribuyeron más uniformemente a lo largo de las distintas categorías de edad, desde los 51 hasta los 750 años, y desde los 101 hasta los 800 años, respectivamente.

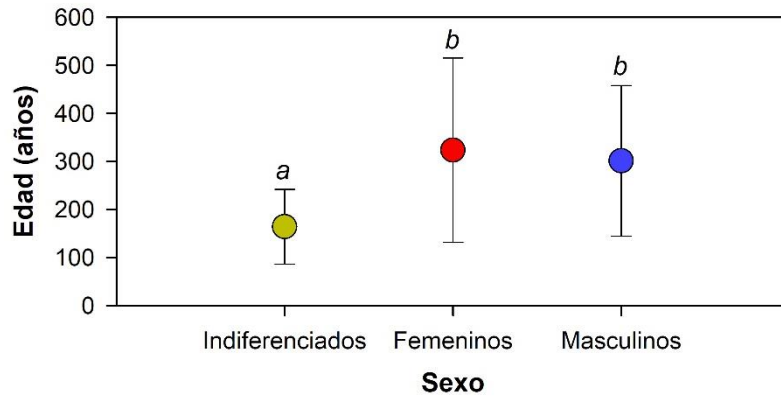


Figura 2.9. Media de la edad cambial de los árboles de *Araucaria araucana* según las distintas clases de sexo. Las barras indican el desvío estándar. Letras diferentes muestran diferencias significativas entre los sitios basadas en el análisis *post-hoc* de Dunn luego del análisis no paramétrico Kruskal-Wallis.

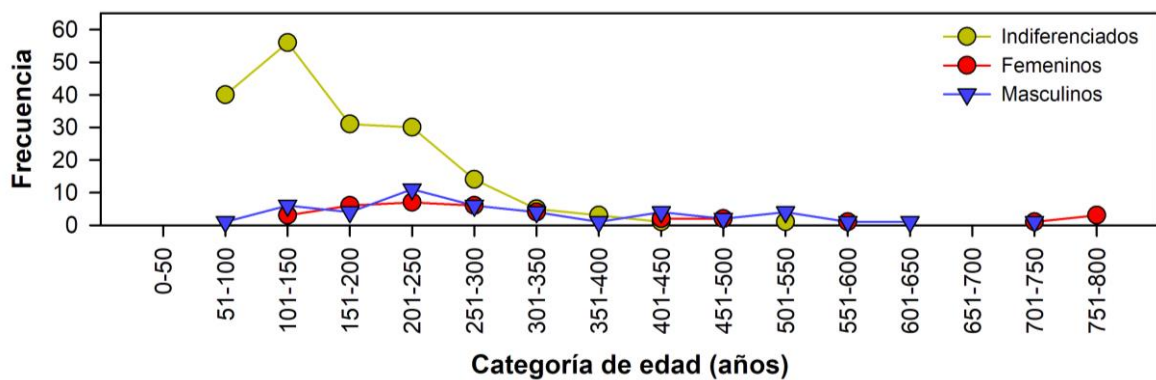


Figura 2.10. Frecuencia de individuos de las distintas clases de sexo de *Araucaria araucana* según categorías de edad de 50 años.

2.4.4 Estructura etaria por sitio

Para poder caracterizar etariamente cada uno de los sitios de estudio, se analizó la frecuencia de individuos en categorías de edad de 50 años en cada sitio. En total se consideraron 337 árboles de *A. araucana*. En la Figura 2.11 se muestra la estructura etaria de cada sitio de muestreo. Se observó que la distribución de edades fue muy variable, encontrándose sitios con mayor frecuencia de árboles en las clases más jóvenes, como Pinalada Redonda, y otros con mayor frecuencia en las categorías más adultas, como Valle El Salvo, Senda a Rucachoroi y Batea Mahuida. Por otro lado, los sitios Rucachoroi y Las Lecheras mostraron una representación más equilibrada de todas las categorías etarias. El

sitio Verde Chico no presentó individuos de más de 300 años, mostrando mayor frecuencia de individuos entre 100 y 250 años de edad. Los árboles más longevos fueron registrados en Valle El Salvo, uno de 742 (con médula) y el otro de 779 años de edad (no presentó la médula, por lo que su edad no pudo ser estimada y por lo tanto podría en realidad tener muchos más años de edad).

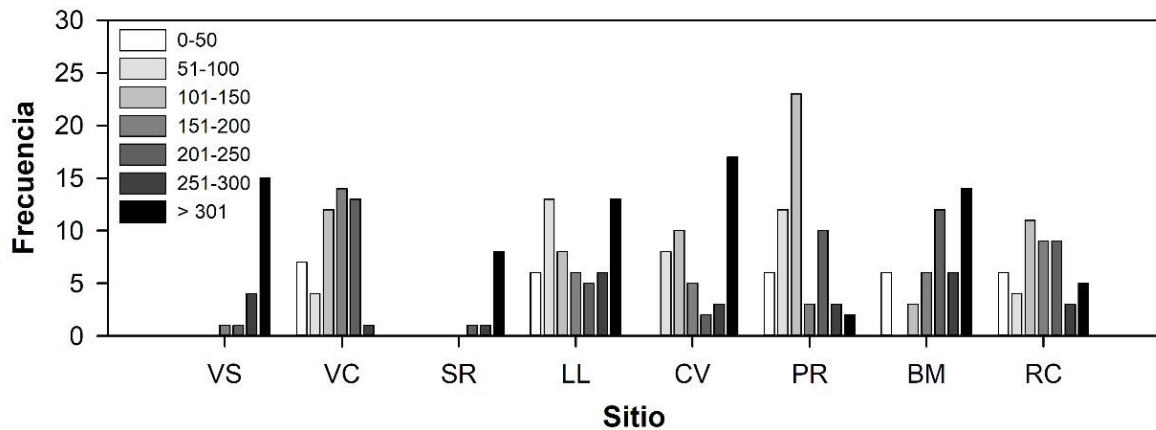


Figura 2.11. Distribución de frecuencia de *Araucaria araucana* según categorías de edad de 50 años de los distintos sitios de estudio (Códigos de sitio: CV: Cavihue; LL: Las Lecheras; BM: Batea Mahuida; VC: Verde Chico; VS: Valle El Salvo; RC: Rucachoroi; PR: Pinalada Redonda; SR: Senda a Rucachoroi).

2.4.5 Determinación de clases de edad para análisis dendrocronológicos y dendroclimáticos

Para realizar los análisis dendrocronológicos (Capítulo II) y dendroclimáticos (Capítulo III) posteriores, se determinaron tres clases de edad. En primer lugar se implementó el método propuesto por Hadad et al. (2015). Para ello, primero se construyeron las curvas de crecimiento biológico de cada sitio de estudio y la curva regional de crecimiento (CRC) considerando todos los árboles de todos los sitios de estudio a los que fue posible estimarles la edad. La Figura 2.12 muestra las curvas de crecimiento de cada uno de los sitios de muestreo y la curva regional de crecimiento de *A. araucana* de sitios méxicos. Se observó que, en general, las curvas de crecimiento de los distintos sitios fueron similares, excepto en Pinalada Redonda y Verde Chico, donde se observó un mayor crecimiento durante los primeros años de vida de los árboles.

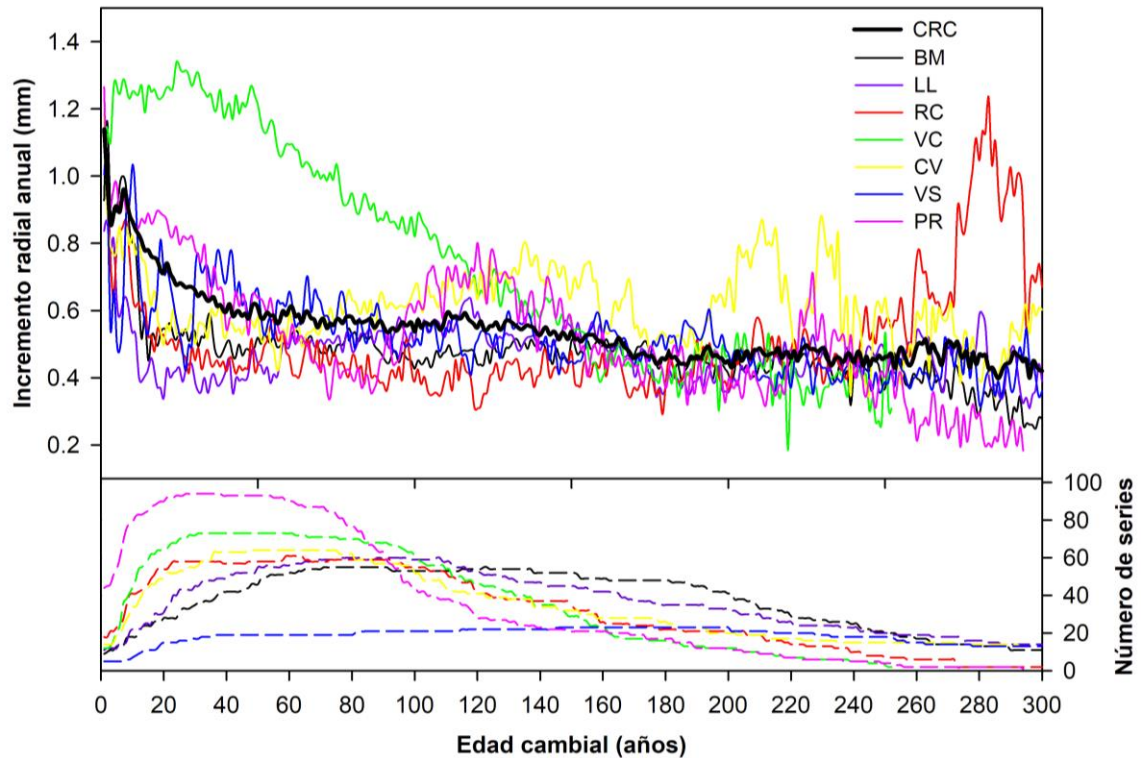


Figura 2.12. Curvas de crecimiento biológico de *Araucaria araucana* de cada sitio de estudio y curva regional de crecimiento (CRC). Las líneas de rayas indican el tamaño muestral. (Códigos de sitio: CV: Caviahue; LL: Las Lecheras; BM: Batea Mahuida; VC: Verde Chico; VS: Valle El Salvo; RC: Rucachoroi; PR: Pinalada Redonda).

Luego, se analizó si las curvas de crecimiento biológico de cada sitio y la curva regional de crecimiento (CRC) describen colectivamente la tendencia de crecimiento biológico de *A. araucana* de sitios mésicos. Para ello, se relacionó la media del incremento radial anual (IRA), o ancho de anillos de crecimiento, y el largo del segmento considerado para cada una de las series. De esta manera, la prueba de la existencia de una sola curva de crecimiento representativa de cada sitio de estudio y a nivel regional es la disminución característicamente homogénea de la media del incremento radial anual (IRA) con el aumento del largo del segmento considerado (Esper et al., 2003). La Figura 2.13 muestra la distribución de la media del IRA en función del largo del segmento para cada serie de los distintos sitios de estudio. Se observó que no existe relación entre dichas variables en ninguno de los sitios ni a nivel regional (p -valores $> 0,05$), evidenciando que las curvas de crecimiento no son representativas del crecimiento de *A. araucana* en los sitios mésicos ni a nivel regional. Por lo tanto, la utilización de la curva regional de crecimiento (CRC) para la determinación de clases de edad en el presente trabajo no fue recomendable.

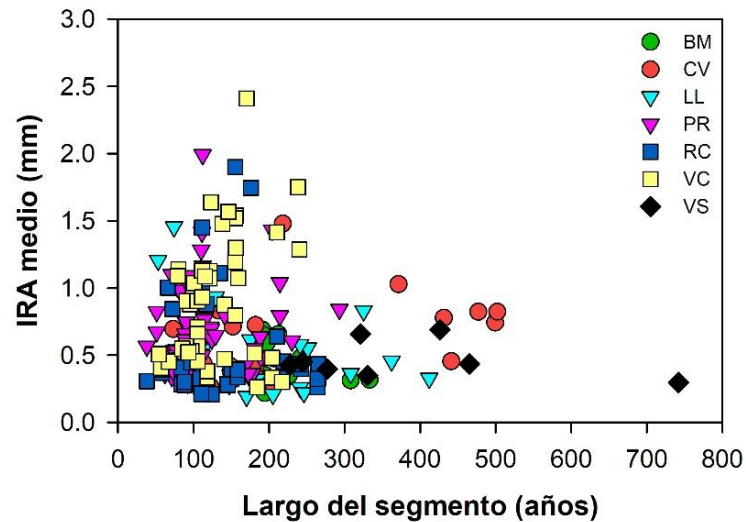


Figura 2.13. Relación entre el incremento radial anual (IRA) medio y el largo del segmento para cada una de las series de *Araucaria araucana* de cada sitio de estudio (Códigos de sitio: CV: Caviahue; LL: Las Lecheras; BM: Batea Mahuida; VC: Verde Chico; VS: Valle El Salvo; RC: Rucachoroi; PR: Pinalada Redonda).

En segundo lugar, se utilizó el método DIRECT (Matskovsky & Helama, 2016) para la determinación de las clases de edad. La Figura 2.14 muestra la relación entre el incremento radial anual (IRA), la edad cambial y la temperatura media resultante de la aplicación del método DIRECT. Esta relación dendroclimática fue representada luego mediante regresiones lineales entre el IRA de distintas categorías de edad y los valores de la temperatura media (Fig. 2.15).

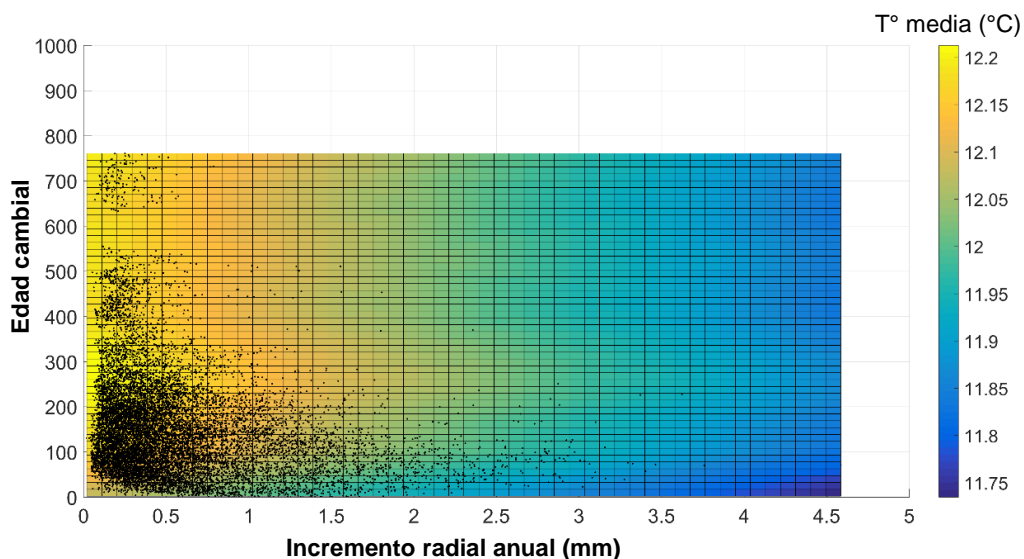


Figura 2.14. Relación entre el incremento radial anual, la edad cambial y la temperatura media de los meses de enero, febrero, marzo y abril de la temporada de crecimiento actual de árboles de *Araucaria araucana* del norte de Patagonia.

La Figura 2.15 muestra las distintas respuestas en categorías de edad de 30 años. Las pendientes de las rectas indicaron la intensidad en la respuesta (mayor pendiente, mayor intensidad de respuesta) de las relaciones temperatura-IRA entre las distintas categorías de edad. Se observó que la categoría de edad entre 121-150 años fue la que presentó menor respuesta a la temperatura (menor pendiente de la línea de regresión), mientras que la categoría de edad 241-270 fue la que mayor respuesta tuvo (mayor pendiente). El resto de las categorías de edad presentó comportamientos variables dentro de estos límites de respuesta. En base a estos resultados, se decidió determinar las clases de edad de *A. araucana* de sitios méxicos teniendo en cuenta dichos límites de respuesta del crecimiento radial a la temperatura media en función de la edad. De esta manera, se identificó como clase Joven aquella compuesta por árboles entre 1 y 150 años de edad, período de vida en el que la intensidad de respuesta a la temperatura disminuyó hasta alcanzar su valor mínimo. La clase Adulta fue representada por árboles entre 151 y 270 años, período en el que la intensidad de respuesta aumentó hasta alcanzar su valor máximo. A partir de los 270 años, la intensidad de respuesta volvió a disminuir y por lo tanto se identificaron los árboles mayores de 270 años como clase Madura.

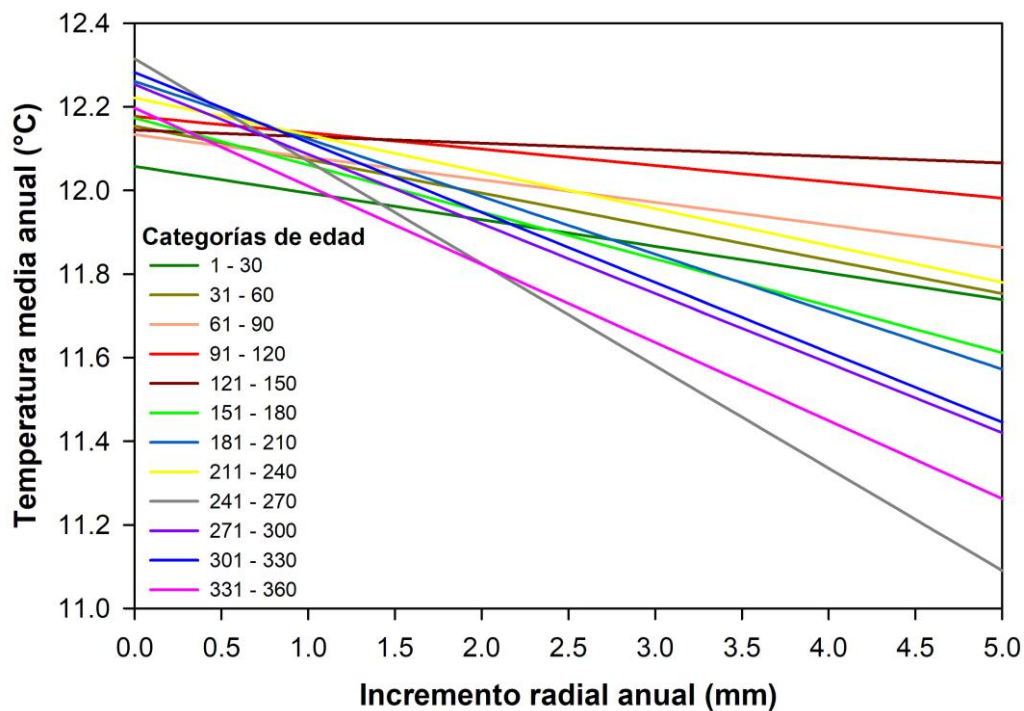


Figura 2.15. Regresiones lineales de las relaciones entre incremento radial anual de *Araucaria araucana* de sitios méxicos y la temperatura media anual de los meses del período de crecimiento actual para categorías de edad de 30 años.

La Figura 2.16 muestra la frecuencia de individuos según el sexo de cada clase de edad determinada. Se observó que las tres clases de edad presentaron individuos de las tres clases de sexo. Los árboles indiferenciados fueron los más frecuentes en la clase joven, mientras que los masculinos y femeninos presentaron su mayor frecuencia en la clase madura. En cada clase de edad, los individuos masculinos y femeninos presentaron frecuencias similares.

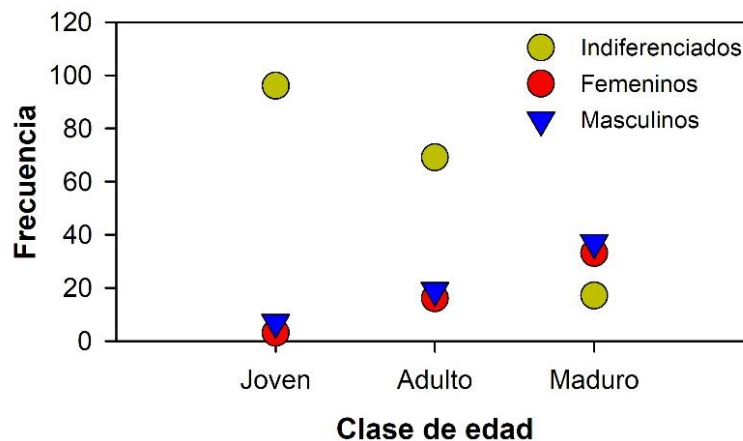


Figura 2.16. Frecuencias de individuos de *Araucaria araucana* según el sexo en cada clase de edad.

2.4.6 Relación edad-diámetro-altura

La Figura 2.17 muestra las relaciones entre edad cambial y diámetro del tronco a la altura del pecho para los distintos sitios de estudio. Se observó que todos los sitios mostraron una relación positiva y significativa entre las dos variables, siendo Caviahue y Verde Chico los sitios con mayor y menor ajuste de la función de regresión, respectivamente. Los árboles que menos crecieron en diámetro a medida que aumentó su edad fueron los individuos de Valle El Salvo y Senda a Rucachoroi, mientras que los que presentaron mayores tasas de crecimiento radial con la edad fueron los de Pinalada Redonda seguidos por los de Caviahue.

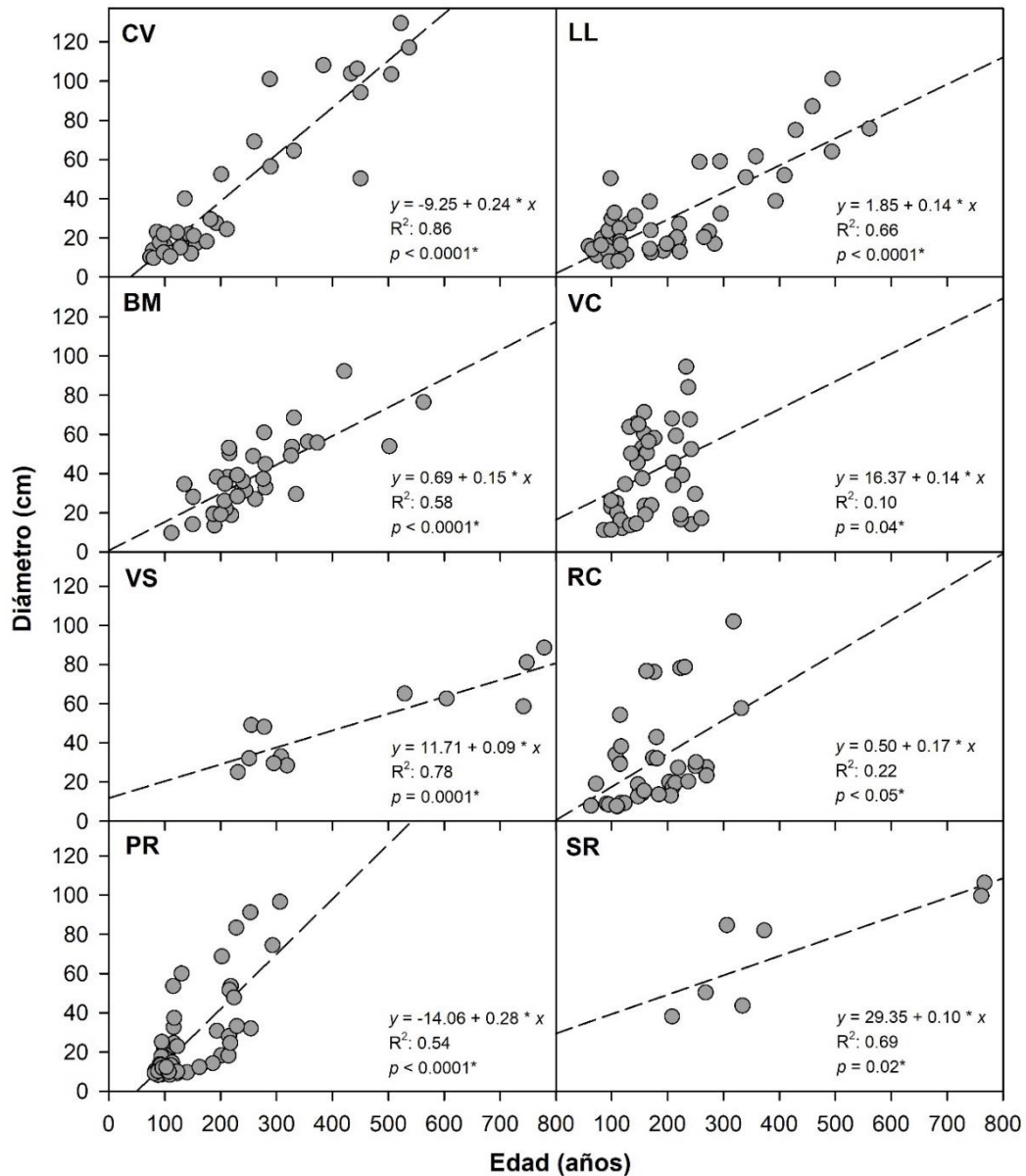


Figura 2.17. Relación entre edad cambial y diámetro a la altura del pecho de *Araucaria araucana* de los distintos sitios de estudio. Se muestran las ecuaciones de regresión lineal y los estadísticos asociados para cada caso (Códigos de sitio: CV: Caviahue; LL: Las Lecheras; BM: Batea Mahuida; VC: Verde Chico; VS: Valle El Salvo; RC: Rucachoroi; PR: Pinalada Redonda; SR: Senda a Rucachoroi).

Se analizó también la relación entre la altura del árbol y la edad cambial (Fig. 2.18). Se observó que en todos los sitios, excepto en Senda a Rucachoroi, la relación entre ambas variables fue positiva y significativa. El sitio Verde Chico no pudo ser analizado debido a que por la alta densidad de árboles y la pronunciada pendiente donde se ubicaron las parcelas, no fue posible medir con fidelidad la altura de los árboles. Por ello no ha sido incluida esta relación en la Figura 2.18. Por otro lado, la falta de relación en el sitio Senda

a Rucachoroi puede deberse al bajo número de datos, ya que para muchos árboles del sitio no fue posible estimar la edad.

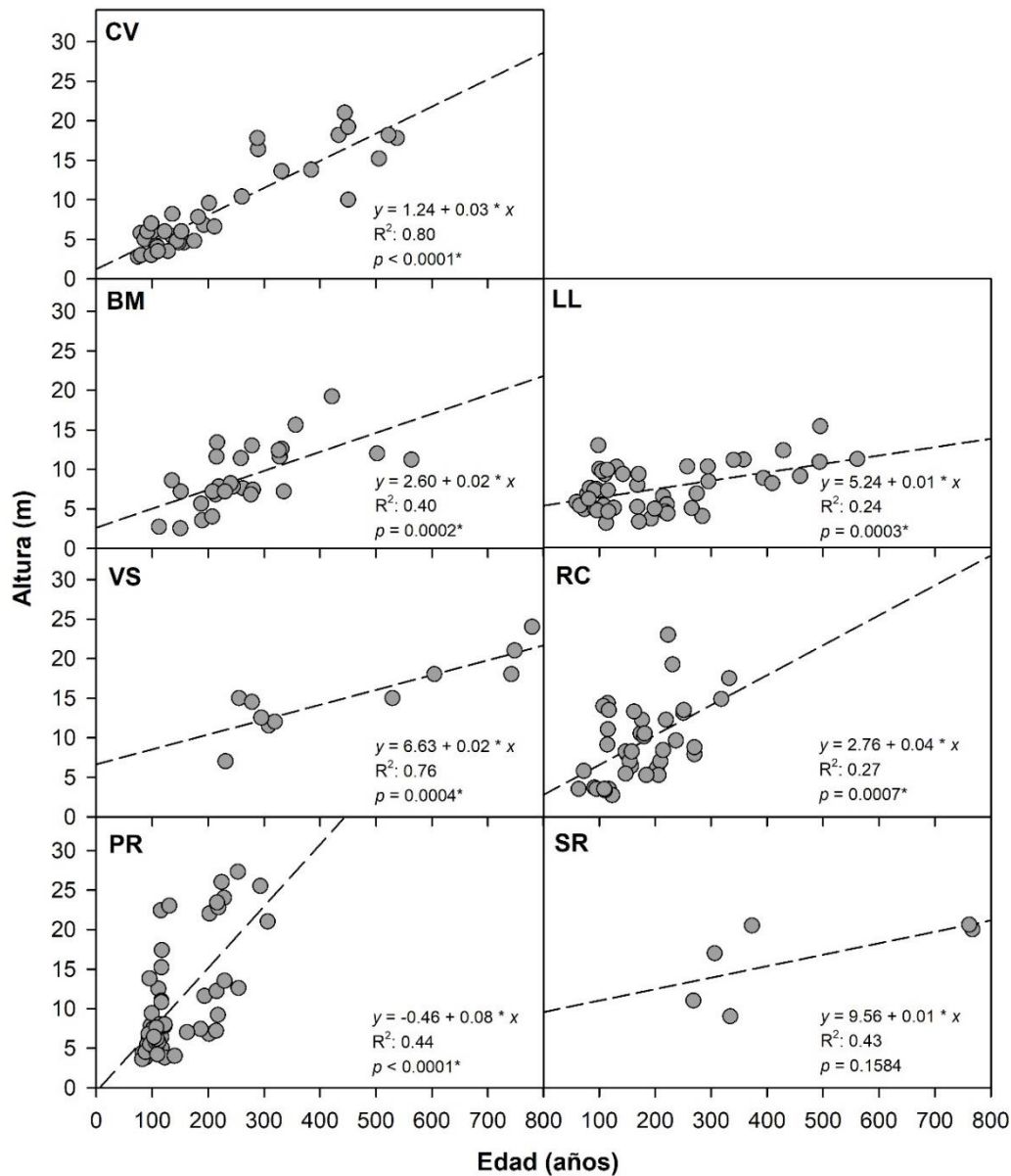


Figura 2.18. Relación entre edad cambial y altura total de árboles de *Araucaria araucana* de cada sitio de estudio. Se muestran las ecuaciones de regresión lineal y los estadísticos asociados para cada caso (Códigos de sitio: CV: Cavihue; LL: Las Lecheras; BM: Batea Mahuida; VS: Valle El Salvo; RC: Rucachoroi; PR: Pinalada Redonda; SR: Senda a Rucachoroi).

El mejor ajuste de regresión entre la edad y la altura se observó en Cavihue seguido de Valle El Salvo, mientras que el más bajo lo presentó Las Lecheras seguido de Rucachoroi. Los sitios que presentaron la menor y mayor tasa de crecimiento en altura en función de la edad fueron Las Lecheras y Pinalada Redonda, respectivamente.

Por otro lado, se analizó la relación entre el diámetro a la altura del pecho y la altura total de los árboles para cada uno de los sitios (Fig. 2.19).

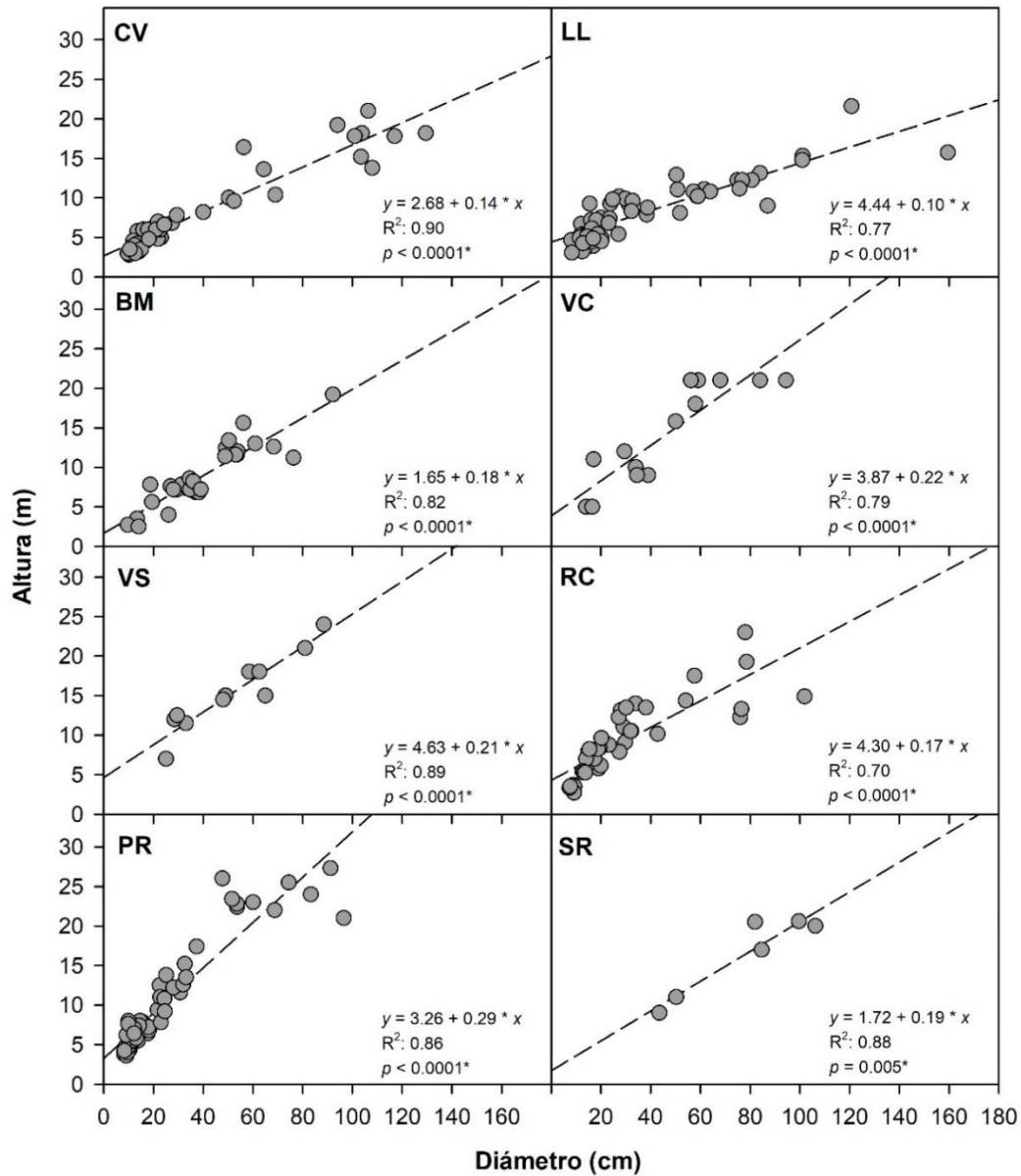


Figura 2.19. Relación entre diámetro a la altura del pecho y altura total de árboles de *Araucaria araucana* de los distintos sitios de estudio. Se muestran las ecuaciones de regresión lineal y los estadísticos asociados para cada caso (Códigos de sitio: CV: Cavihue; LL: Las Lecheras; BM: Batea Mahuida; VC: Verde Chico; VS: Valle El Salvo; RC: Rucachoroi; PR: Pinalada Redonda; SR: Senda a Rucachoroi).

La Figura 2.19 muestra que todos los sitios presentaron relaciones positivas y significativas entre las variables y que el ajuste de regresión fue muy bueno en todos los casos ($R^2 \geq 0,70$). Cavihue fue el sitio que presentó mejor ajuste de regresión junto con Valle El Salvo, mientras que Rucachoroi fue el que menor valor de R^2 mostró. Pinalada

Redonda y Las Lecheras presentaron la mayor y menor tasa de crecimiento en altura en función del diámetro, respectivamente.

Se analizaron también las relaciones edad-altura-diámetro a nivel regional, es decir, considerando en conjunto los datos de cada uno de los sitios de estudio y se observó que todas las variables se relacionaron significativamente entre sí, siendo la relación altura-diámetro la de mejor ajuste, seguida de la relación diámetro-edad, mientras que la relación altura-edad fue la que presentó menor R^2 (Fig. 2.20).

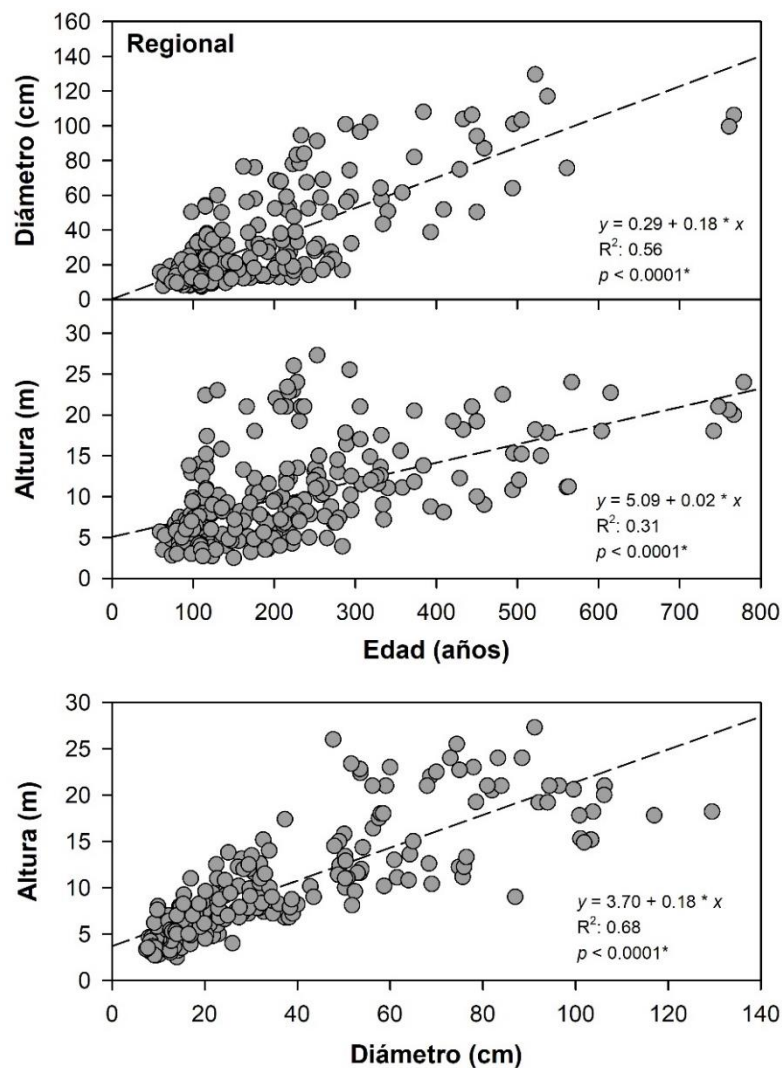


Figura 2.20. Relación entre diámetro a la altura del pecho, altura total de árboles y edad cambial de *Araucaria araucana* de sitios méxicos. Se muestran las ecuaciones de regresión lineal y los estadísticos asociados para cada caso.

La Tabla 2.6 muestra los coeficientes de los efectos fijos del Modelo Lineal Mixto (MLM) aplicado para modelar la altura de los árboles. Se observó que el diámetro fue la variable

de mayor influencia en la altura, mostrando una relación positiva y significativa. El sexo indiferenciado mostró un efecto negativo y significativo, mientras que los individuos masculinos y femeninos no presentaron relaciones significativas con la altura de los individuos.

Tabla 2.6. Efectos fijos para el Modelo Lineal Mixto que relaciona la altura de *Araucaria araucana* con el diámetro a la altura del pecho y el sexo como efectos fijos, y la variabilidad del sitio como efecto aleatorio.

Efectos fijos	Coficiente	EE	t-valor
Intercepto	0,199	0,169	1,80 <i>ns</i>
Diámetro	0,705	0,056	12,579***
Sexo I	-0,270	0,135	-1,999*
Sexo M	0,127	0,110	1,147 <i>ns</i>

Niveles de significancia: *, $p < 0,05$; **, $p < 0,01$; ***, $p < 0,001$; *ns*, no significativo

EE: Error Estándar, I: Indiferenciado, M: masculino

La Figura 2.21 muestra el ajuste del modelo de regresión lineal por mínimos cuadrados de los árboles de todos los sitios de estudio, y el ajuste del Modelo Lineal Mixto. Se observó que el Modelo Lineal Mixto generalizado de la altura presentó mejor ajuste que el modelo de regresión lineal, indicando que la inclusión del sexo como factor fijo y del sitio como factor aleatorio, mejoran el poder predictivo del modelo de altura.

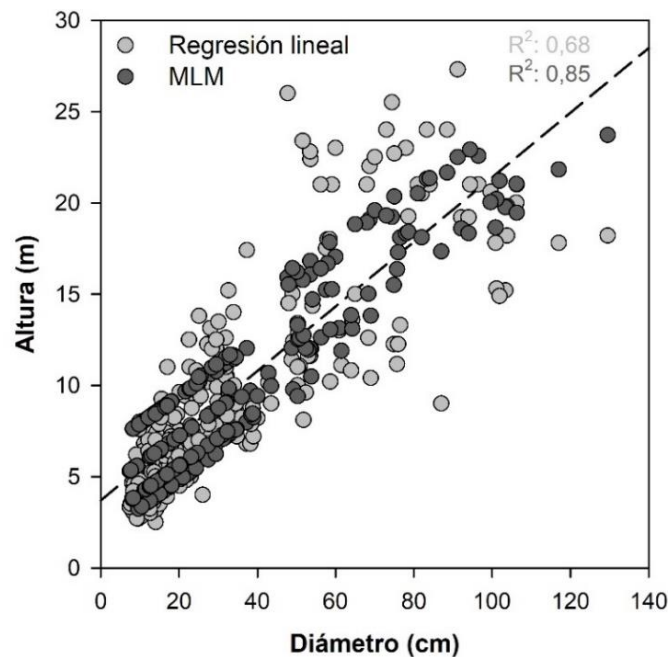


Figura 2.21. Modelo Lineal Mixto (MLM) y modelo de Regresión lineal por mínimos cuadrados para la relación entre altura y diámetro a la altura del pecho generalizada para todos los árboles de *Araucaria araucana* de todos los sitios de estudio.

Por otro lado, las diferentes variables se compararon mediante un análisis de Kruskal-Wallis y se observó que existen diferencias significativas en la edad cambial ($H=72,34$; p -valor $< 0,0001$), el diámetro a la altura del pecho ($H=50,28$; p -valor $< 0,0001$) y altura ($H=235,44$; p -valor $< 0,0001$) entre los distintos sitios (Fig. 2.22). La media de la edad cambial más baja se registró en Pinalada Redonda, mientras que la más alta se observó en Valle El Salvo seguida de Senda a Rucachoroi, sitios que además presentaron los desvíos estándares más grandes. Los menores diámetros medios se observaron en Pinalada Redonda y Rucachoroi, y el mayor en Senda a Rucachoroi. Todos los sitios presentaron desviaciones estándar del diámetro similares. Los sitios Valle El Salvo y Senda a Rucachoroi mostraron las alturas medias más grandes, mientras que Las Lecheras mostró la media más baja de todas.

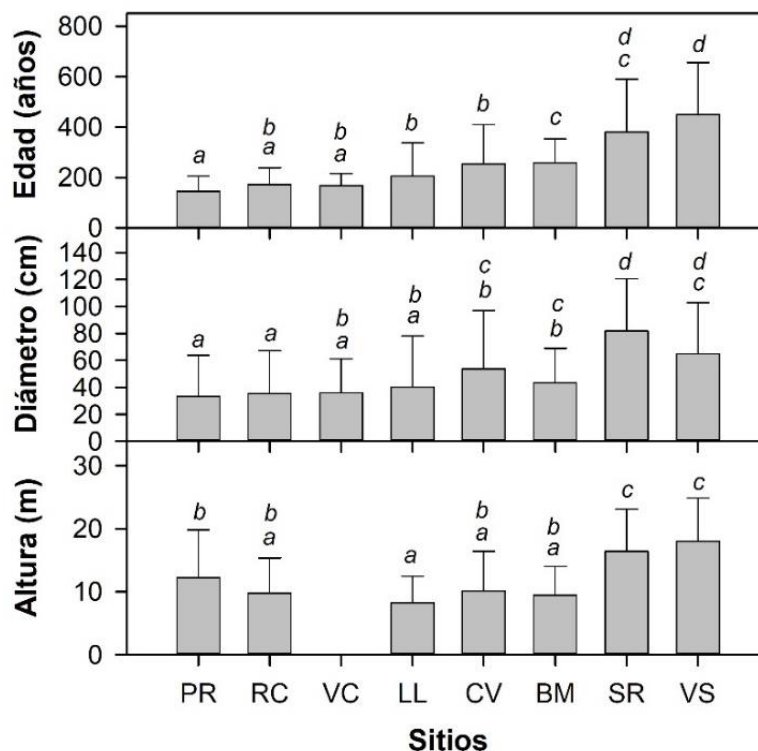


Figura 2.22. Comparación entre valores de diámetro a la altura del pecho, altura total y edad cambial de *Araucaria araucana* de los distintos sitios de estudio. Letras diferentes muestran diferencias significativas entre los sitios basadas en el análisis *post-hoc* de Dunn luego del análisis no paramétrico Kruskal-Wallis. Las barras indican el desvío estándar (Códigos de sitio: CV: Caviahue; LL: Las Lecheras; BM: Batea Mahuida; VC: Verde Chico; VS: Valle El Salvo; RC: Rucachoroi; PR: Pinalada Redonda; SR: Senda a Rucachoroi).

2.4.7 Análisis de los anillos de crecimiento

2.4.7.1 Características anatómicas y morfológicas de la madera

Durante la datación de los anillos de crecimiento de *A. araucana* se identificaron diferentes estructuras y tipos de anillos de crecimiento que se determinaron como anillos marcadores y facilitaron el proceso de datación de las muestras. Entre ellos se encontraron los anillos claros o “light rings” (Filion et al., 1986), los anillos de helada o “frost rings” (Rhoads, 1923) y los anillos angostos y anillos anchos en comparación con el resto de los anillos que los rodean (Fritts & Swetnam, 1989). También se encontraron estructuras de anillos que dificultaron el proceso de datación, como los paquetes de anillos de crecimiento en los que el límite entre los mismos no pudo ser diferenciado. En general este tipo de estructuras se observó más frecuentemente durante las décadas más recientes del crecimiento, y por lo tanto las series debieron ser cortadas en esa porción. Estructuras similares fueron encontradas por Mundo (2011) para otros sitios de bosque de Araucaria. También se observaron anillos con crecimiento en forma de “s”, lo que dificultó la medición de los mismos pudiendo afectar los valores de correlación durante el control estadístico del co-fechado.

Como resultado del co-fechado visual mediante anillos marcadores y el co-fechado estadístico de las mediciones de ancho de anillos de crecimiento, se analizaron en total 647 muestras correspondientes a 332 árboles. En total se identificaron y midieron 123574 anillos de crecimiento. La Tabla 2.7 muestra el número de árboles, series y anillos analizados por cada sitio de estudio.

Tabla 2.7. Número de árboles, series y anillos analizados de *Araucaria araucana* por cada sitio de estudio.

Sitio	Período	N° árboles/ N° series	N° anillos analizados	Largo medio de las series
Caviahue	1487-2012	51/96	20265	211,1
Las Lecheras	1459-2012	45/85	17928	211,9
Batea Mahuida	1573-2012	42/82	18030	220
Verde Chico	1716-2013	51/102	13780	135,1
Valle El Salvo	1271-2012	21/39	13750	352,7
Rucachoroi	1649-2014	52/106	17710	167,3
Pinalada Redonda	1696-2013	54/108	13225	122,7
Senda a Rucachoroi	1305-2013	16/29	8681	301,4

2.4.8 Incremento radial anual de *A. araucana*

La Figura 2.20 muestra las cronologías de incremento radial anual (IRA) de los distintos sitios de estudio para los períodos en que presentaron un $\text{EPS} \geq 0,85$, es decir para los períodos que se consideraron confiables.

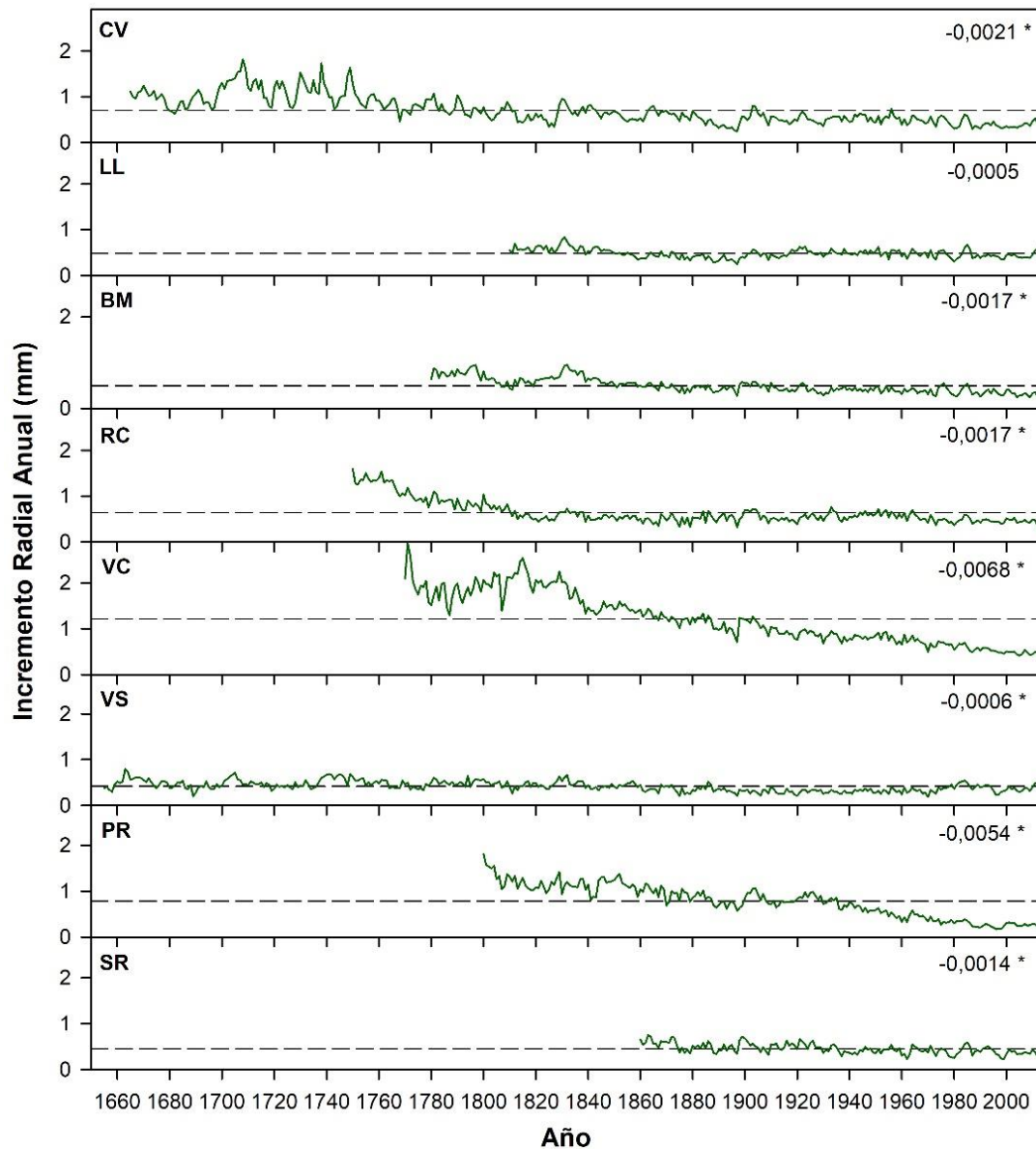


Figura 2.23 Cronologías de incremento radial anual de *Araucaria araucana* de los distintos sitios de estudio. Se muestran las cronologías en el período que presentaron valores de $\text{EPS} \geq 0,85$. La línea de rayas indica la media de cada una de las cronologías. En el margen superior derecho de cada gráfico se muestra el valor de la Pendiente de Sen y su significancia luego de la prueba de tendencia de Mann-Kendall. Nivel de significancia: *, $p < 0,05$ (Códigos de sitio: CV: Caviahue; LL: Las Lecheras; BM: Batea Mahuida; VC: Verde Chico; VS: Valle El Salvo; RC: Rucachoroi; PR: Pinalada Redonda; SR: Senda a Rucachoroi).

Las pruebas de tendencias de Mann-Kendall mostraron una tendencia negativa y significativa en el crecimiento radial en todos los sitios de estudio, excepto en Las Lecheras, donde la tendencia fue negativa pero no alcanzó el nivel de significancia. Verde Chico fue el sitio que presentó el mayor decaimiento en el crecimiento, seguido de Pinalada Redonda, mientras que Valle El Salvo fue el que presentó menor disminución (Fig. 2.23). En general, se observó que el crecimiento disminuyó más notoriamente luego del año 1900 aproximadamente, tendencia que se observó al analizar el comportamiento de las cronologías respecto de su valor medio (líneas de rayas en la Fig. 2.23). Cabe mencionar que estas tendencias negativas pueden estar dadas tanto por efecto del crecimiento biológico de los árboles o por influencias ambientales o por una combinación de ambos.

Por otro lado, se comparó el incremento radial anual (IRA) entre los distintos sitios para el período común 1860-2012 (153 años) y se observó una gran variabilidad en el crecimiento (Fig. 2.24). Los sitios Verde Chico y Pinalada Redonda presentaron los valores más altos de IRA como así también la mayor variabilidad, mientras que Valle El Salvo presentó los valores más bajos y la menor variabilidad. El análisis de Kruskal-Wallis evidenció diferencias significativas entre los distintos sitios ($H=573,01$; $p\text{-valor} < 0,0001$).

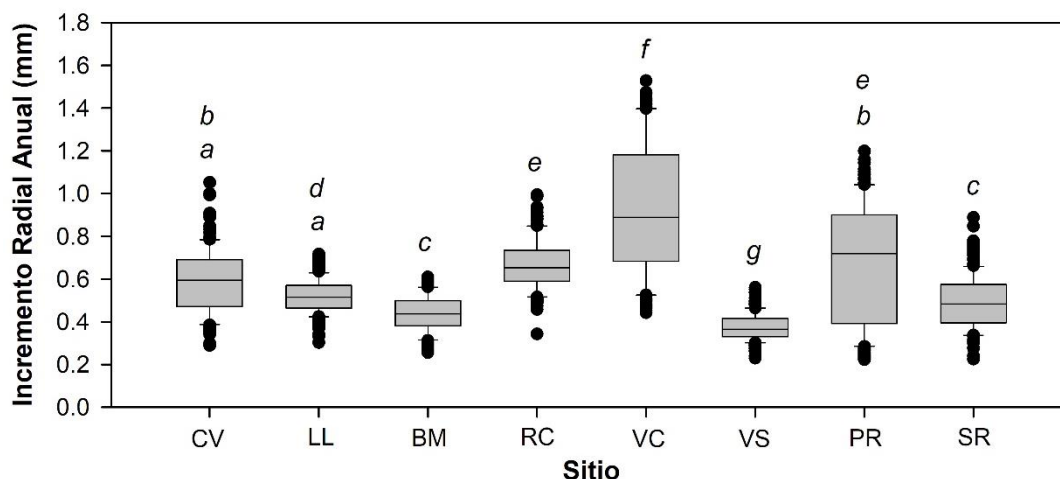


Figura 2.24. Gráfico de cajas del incremento radial anual de *Araucaria araucana* de los distintos sitios de estudio para el período común 1860-2012. Letras diferentes muestran diferencias significativas entre los sitios basadas en el análisis *post-hoc* de Dunn luego del análisis no paramétrico Kruskal-Wallis (Códigos de sitio: CV: Caviahue; LL: Las Lecheras; BM: Batea Mahuida; VC: Verde Chico; VS: Valle El Salvo; RC: Rucachoroi; PR: Pinalada Redonda; SR: Senda a Rucachoroi).

Se analizó también la tasa de crecimiento radial o IRA acumulado de todos los árboles de cada uno de los sitios (Fig. 2.25). El IRA acumulado se calculó ordenando las series de IRA por edad cambial y sumando de manera acumulada cada uno de sus valores, desde el año 1 de edad. Se observó que, en general, el IRA acumulado de las series individuales presentó comportamientos variables, evidenciando la existencia de árboles de crecimiento más rápido y árboles de crecimiento lento o menor. Batea Mahuida y Verde Chico fueron los sitios que menor y mayor variabilidad en el IRA acumulado presentaron, respectivamente. Por otro lado, al analizar el IRA acumulado de la serie promedio de cada sitio, se observó que Verde Chico fue el que presentó la tasa más alta de crecimiento, seguido de Caviahue. Batea Mahuida y Valle El Salvo que presentaron las tasas más bajas. El resto de los sitios mostraron tasas de crecimiento intermedias y similares entre sí.

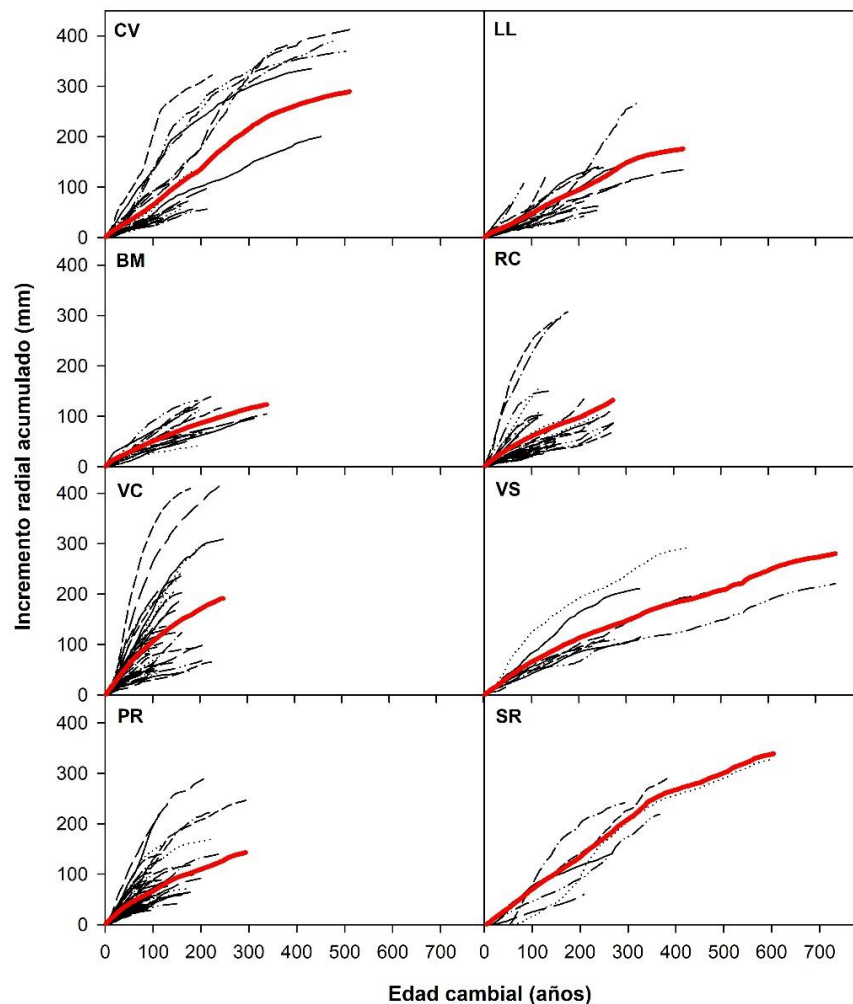


Figura 2.25. Incremento radial anual acumulado de *Araucaria araucana* ordenado por edad cambial de cada serie (líneas negras) y del promedio de las series (línea roja) de los distintos sitios de estudio (Códigos de sitio: CV: Caviahue; LL: Las Lecheras; BM: Batea Mahuida; VC: Verde Chico; VS: Valle El Salvo; RC: Rucachoroi; PR: Pinalada Redonda; SR: Senda a Rucachoroi).

2.4.9 Cronologías de índice de ancho de anillos de crecimiento

La Figura 2.26 muestra las cronologías estándar de *A. araucana* de cada sitio de estudio y la Tabla 2.8 muestra las características y estadísticos asociados a las mismas. La extensión media de las cronologías fue de 494 años, siendo la cronología de Valle El Salvo la más larga (741 años) y la de Verde Chico la más corta (298 años). El incremento anual medio (IAM) fue de 0,9 mm, y sus valores extremos fueron 1,616 mm y 0,494 mm registrados en Verde Chico y Valle El Salvo, respectivamente. La sensibilidad media (SM) varió entre 0,160 y 0,215 (Verde Chico y Valle El Salvo, respectivamente). La intercorrelación de las series (ICS) varió entre 0,518 en Las Lecheras y 0,577 en Valle El Salvo. Por otro lado, los valores de autocorrelación de primer orden de las cronologías estándar presentaron en general valores altos, mientras que el RBAR medio varió entre 0,151 y 0,219, presentando valores medios a bajos. Los valores de RBAR y EPS móviles asociados a las cronologías se presentan en la Figura 2.27, observándose que ambos estadísticos mostraron variaciones a lo largo del tiempo. Respecto del EPS, las cronologías de Valle El Salvo, Senda a Rucachoroi y Batea Mahuida, presentaron valores por debajo del umbral de 0,85 propuesto por Wigley et al. (1984) durante los primeros años. Esto puede deberse al bajo número de muestras en esos períodos, ya que el EPS depende fuertemente del número de series que intervienen en su cálculo.

Tabla 2.8. Estadísticos descriptivos de las cronologías estándar de *Araucaria araucana* de los distintos sitios de estudio.

Sitio	Período	Datos de medición				Cronologías Estándar			
		IAM (mm)	DE	ICS	SM	IM	DE	RBAR medio	Autocorrelación
CV	1487-2012	0,922	0,428	0,529	0,204	0,961	0,181	0,171	0,649
LL	1459-2012	0,533	0,171	0,518	0,204	0,961	0,230	0,154	0,494
BM	1573-2012	0,774	0,422	0,570	0,204	0,981	0,156	0,219	0,485
VC	1716-2013	1,616	1,035	0,536	0,160	0,986	0,110	0,151	0,432
VS	1271-2012	0,494	0,190	0,577	0,215	0,961	0,262	0,171	0,721
RC	1649-2014	1,082	0,847	0,564	0,185	0,976	0,132	0,179	0,420
PR	1696-2013	1,209	0,765	0,546	0,192	0,977	0,172	0,206	0,656
SR	1305-2013	0,571	0,242	0,605	0,214	0,947	0,239	0,194	0,689

IAM: Incremento Medio Anual; DE: Desvío Estándar; ICS: Intercorrelación de las series; SM: Sensibilidad Media; IM: Índice Medio; CV: Caviahue; LL: Las Lecheras; BM: Batea Mahuida; VC: Verde Chico; VS: Valle El Salvo; RC: Rucachoroi; PR: Pinalada Redonda; SR: Senda a Rucachoroi

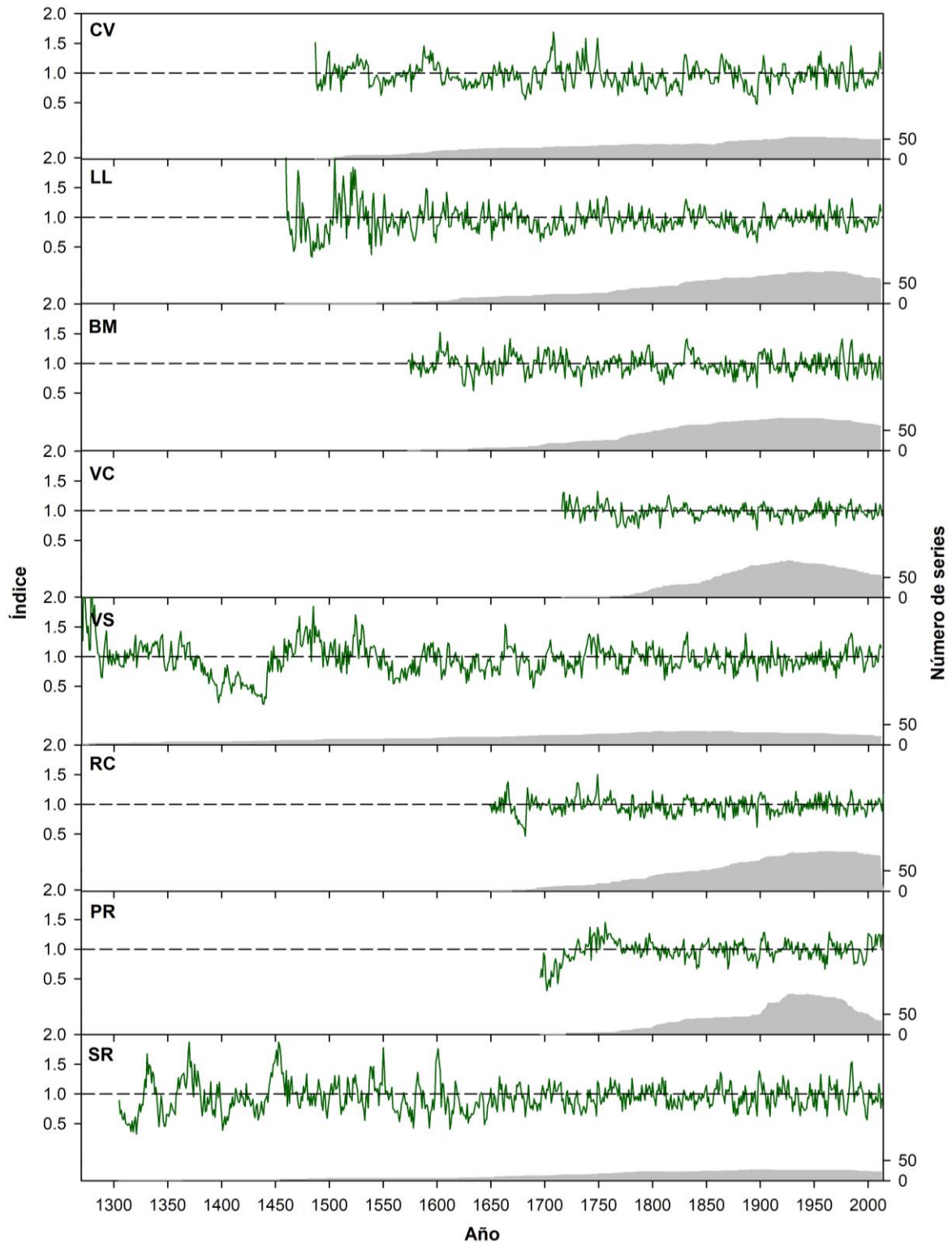


Figura 2.26. Cronologías versión estándar de *Araucaria araucana* de los distintos sitios de estudio. En la parte inferior se muestra el número de series consideradas (áreas grises) (Códigos de sitio: CV: Caviahue, LL: Las Lecheras, BM: Batea Mahuida, VC: Verde Chico, VS: Valle El Salvo, RC: Rucachoroi, PR: Pinalada Redonda, SR: Senda a Rucachoroi).

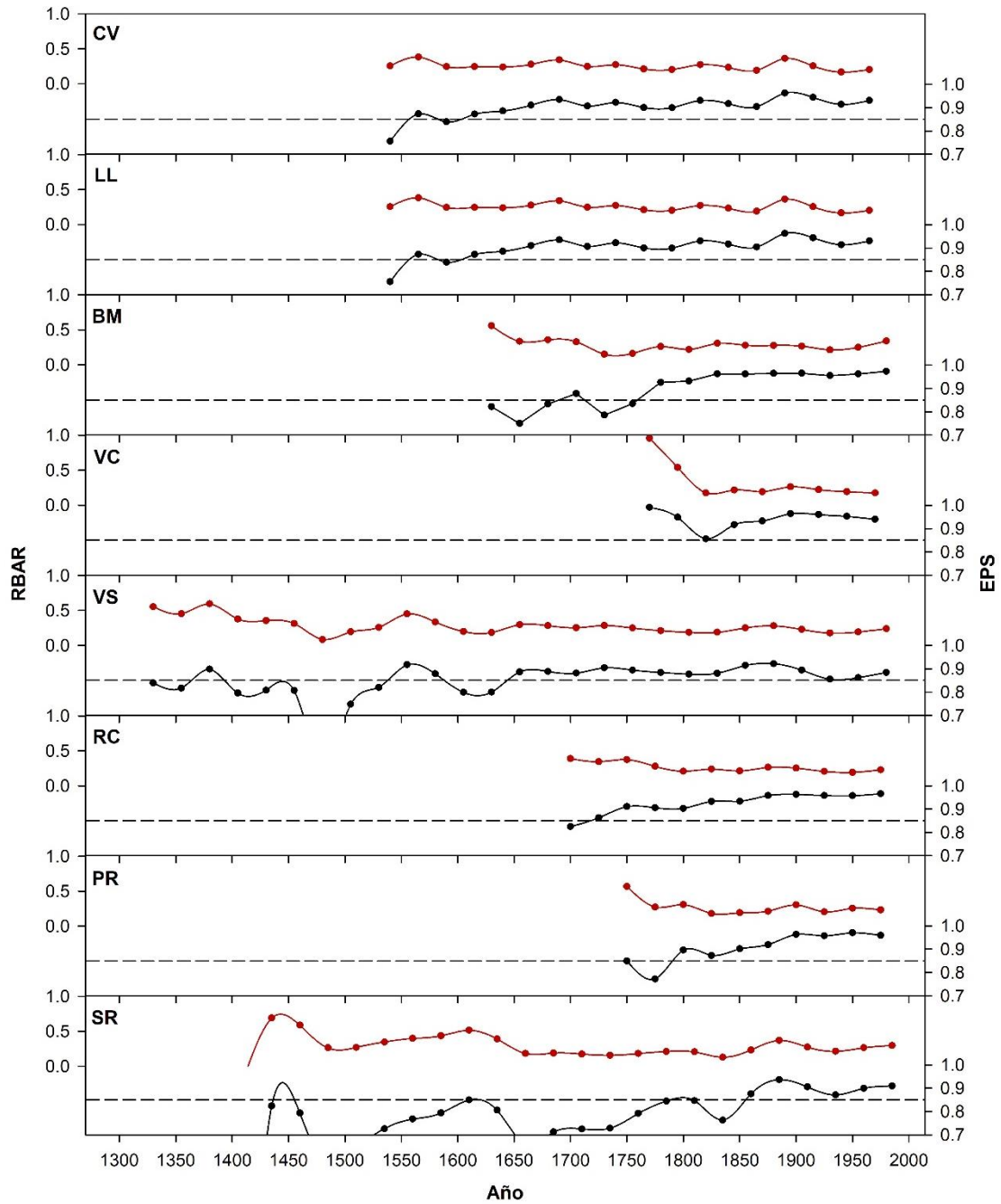


Figura 2.27. Estadísticos RBAR (líneas rojas) y EPS (líneas negras) móviles de las cronologías estándar de *Araucaria araucana* de los distintos sitios de estudio (Códigos de sitio: CV: Caviahue, LL: Las Lecheras, BM: Batea Mahuida, VC: Verde Chico, VS: Valle El Salvo, RC: Rucachoroi, PR: Pinalada Redonda, SR: Senda a Rucachoroi).

2.4.10 Agrupamientos intrarregionales de los bosques mésicos de *A. araucana*

Los análisis de correlación y el Análisis de Componentes Principales fueron realizados con las cronologías residuales debido a los altos valores de autocorrelación de las cronologías estándar. Para estos análisis se consideró el período común 1770-2012,

período en el que todas las cronologías residuales presentaron valores de $EPS \geq 0,85$. En la Tabla 2.9 se observa que todas las cronologías presentaron correlaciones positivas entre sí, presentando en todos los casos altos valores de los coeficientes. Los valores de correlación variaron entre 0,78 (entre Las Lecheras y Batea Mahuida, y entre Rucachoroi y Senda a Rucachoroi) y 0,47 (entre Caviahue y Pinalada Redonda), siendo en todos los casos estadísticamente significativos (p -valores $< 0,05$).

Tabla 2.9. Matriz de correlación entre las cronologías residuales de *Araucaria araucana* para el período común 1770-2012 (243 años).

Sitios	CV	LL	BM	RC	VC	VS	SR	PR
CV		0,77*	0,69*	0,65*	0,55*	0,61*	0,73*	0,47*
LL			0,78*	0,72*	0,56*	0,64*	0,75*	0,55*
BM				0,73*	0,63*	0,66*	0,68*	0,50*
RC					0,71*	0,72*	0,78*	0,61*
VC						0,67*	0,60*	0,54*
VS							0,71*	0,53*
SR								0,50*

CV: Caviahue, LL: Las Lecheras, BM: Batea Mahuida, VC: Verde Chico, VS: Valle El Salvo, RC: Rucachoroi, PR: Pinalada Redonda, SR: Senda a Rucachoroi

Nivel de significancia: *, $p < 0,05$

Por otro lado, con el fin de poder agrupar los distintos sitios en función de sus patrones de crecimiento radial, se realizó un Análisis de Componentes Principales. Los Componentes Principales (CP) 1, 2 y 3 explicaron en conjunto el 84% del total de la varianza. El CP1 explicó el 70,9% de la varianza pero no se diferenciaron grupos de cronologías en dicho eje, ya que todos los sitios presentaron valores negativos del CP1 (Fig. 2.28). El CP2 explicó un 7,3% del total de la varianza y se observó que las cronologías se diferenciaron en dos grupos respecto de dicho eje. En la porción positiva del CP2 se ubicaron los sitios Rucachoroi, Verde Chico, Valle El Salvo y Pinalada Redonda, mientras que en la porción negativa se ubicaron los sitios Caviahue, Las Lecheras, Batea Mahuida y Senda a Rucachoroi. Al analizar la relación de las variables geográficas latitud, longitud y altitud de cada uno de los sitios con los valores de los componentes principales (CP), se observó que el CP2 se relacionó negativa y significativamente con la longitud y la altitud (Tabla 2.10). Esto podría explicar la separación observada entre el grupo compuesto por Caviahue, Las Lecheras, Batea Mahuida y Senda a Rucachoroi, ubicados estos sitios más hacia el este (menor longitud) y a mayor altitud, del grupo formado por Rucachoroi, Verde Chico, Valle El Salvo y Pinalada Redonda, sitios ubicados a mayor longitud y menor

altitud (ver Tabla 2.1). Se observó que la altitud parece ser la variable con mayor influencia en el CP2, ya que su valor de correlación fue mayor. De esta manera, se identificaron dos grupos que se diferencian entre sí por su ubicación geográfica, el Grupo Alto (Caviahue, Las Lecheras, Batea Mahuida y Senda a Rucachoroi) y el Grupo Bajo (Rucachoroi, Verde Chico, Valle El Salvo y Pinalada Redonda). La altitud media del grupo Alto fue de 1626 msnm y la del grupo Bajo fue de 1262 msnm, mientras que la diferencia de altitud entre ambos grupos fue de 364 m.

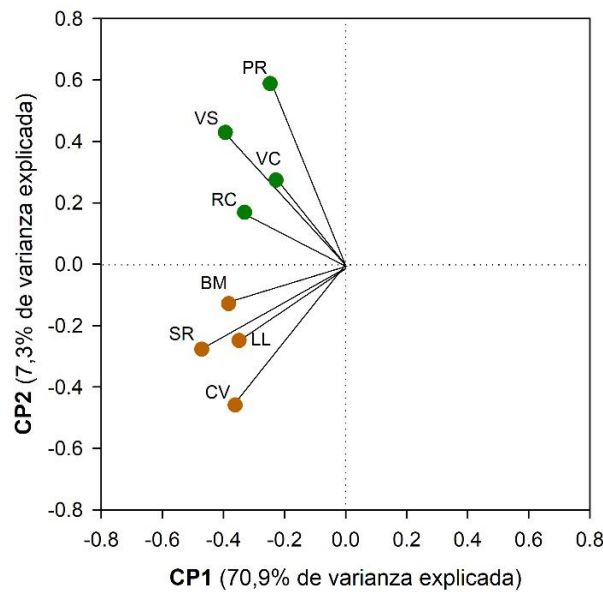


Figura 2.28. Ordenamiento de las cronologías residuales de *Araucaria araucana* resultado de un Análisis de Componentes Principales para el período común 1770-2012 (243 años).

En verde se muestra el grupo Bajo y en marrón el grupo Alto (Códigos de sitio: CV: Caviahue, LL: Las Lecheras, BM: Batea Mahuida, VC: Verde Chico, VS: Valle El Salvo, RC: Rucachoroi, PR: Pinalada Redonda, SR: Senda a Rucachoroi).

Tabla 2.10. Matriz de correlación entre variables geográficas y los componentes principales 1, 2 y 3 (CP1, CP2, CP3, respectivamente) de las cronologías residuales de *Araucaria araucana* para el período común 1770-2012 (243 años).

Variables	Latitud	Longitud	Altitud (msnm)	CP1	CP2	CP3
Latitud		0,72*	0,74*	-0,06	-0,63	-0,37
Longitud			0,84*	-0,30	-0,83*	-0,51
Altitud (msnm)				-0,57	-0,95*	-0,12
CP1					0,58	-0,42
CP2						0,08
CP3						

Nivel de significancia: *, $p < 0,05$

Finalmente, en función de los resultados obtenidos por el Análisis de Componentes Principales, se construyó una cronología Regional que consideró todos los sitios de muestreo, una cronología del grupo Alto y una cronología del grupo Bajo (Fig. 2.29). En la Tabla 2.11 se muestran los estadísticos descriptivos de las cronologías estándar y en la Figura 2.30 se muestran los valores de RBAR y EPS móviles correspondientes a cada una. Se observó que el incremento anual medio (IAM), la intercorrelación de las series (ICS) y la sensibilidad media (SM) de las mediciones de ancho de anillos fue mayor en el grupo Alto, al igual que el RBAR medio de la cronología estándar. Por otro lado, el grupo Bajo presentó el mayor valor de autocorrelación.

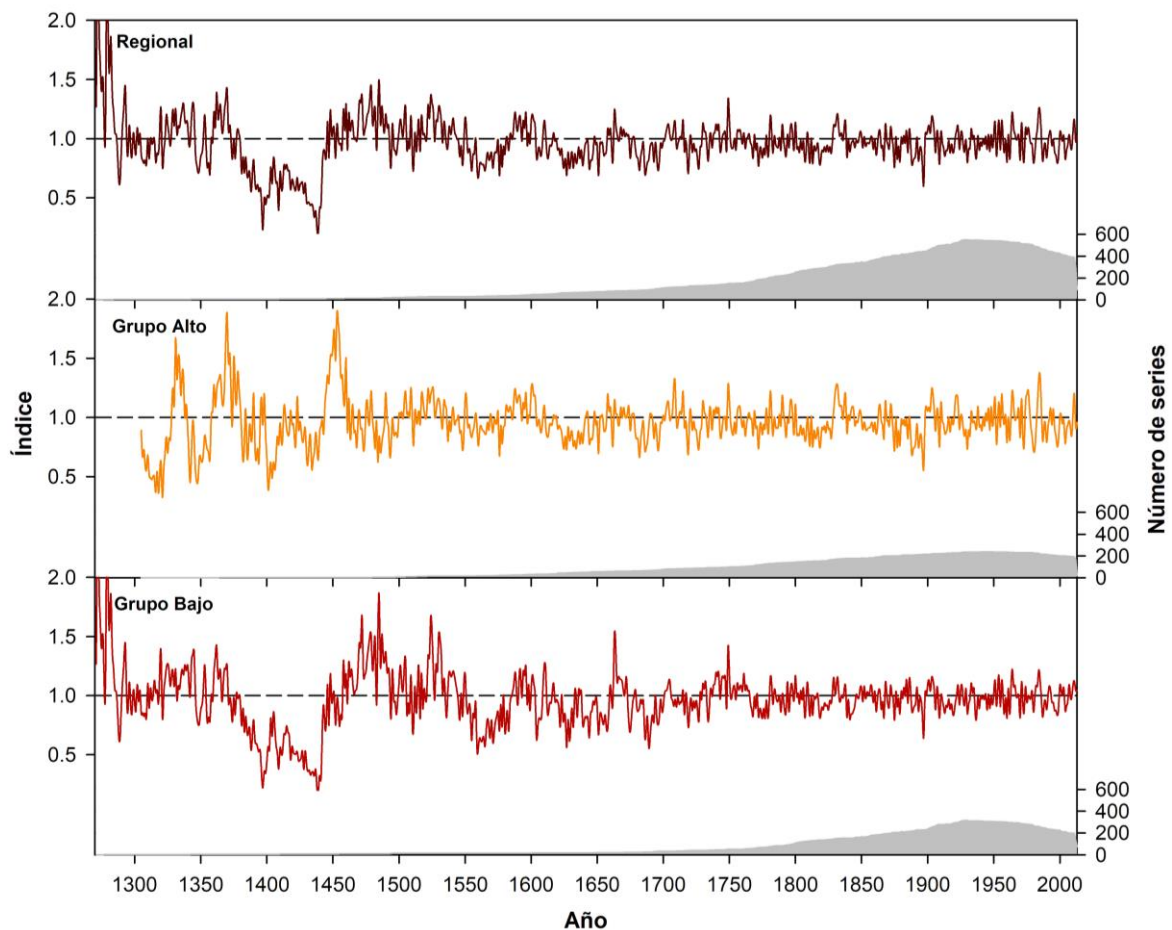


Figura 2.29. Cronologías estándar Regional, del grupo Alto y del grupo Bajo de *Araucaria araucana* de sitios méxicos. En la parte inferior se muestra el número de series consideradas (áreas grises).

Tabla 2.11. Estadísticos descriptivos de las cronologías estándar Regional, grupo Alto y grupo Bajo de *Araucaria araucana*.

Cronología	Período	Datos de medición				Cronologías Estándar			
		IAM (mm)	DE	ICS	SM	IM	DE	RBAR medio	Autocorrelación
Regional	1271-2014	0,652	0,206	0,490	0,197	0,963	0,212	0,119	0,706
Grupo Alto	1305-2013	0,700	0,296	0,512	0,205	0,957	0,198	0,141	0,706
Grupo Bajo	1271-2014	0,651	0,238	0,509	0,188	0,967	0,245	0,132	0,737

IAM: Incremento Medio Anual; DE: Desvío Estándar; ICS: Intercorrelación de las series; SM: Sensibilidad Media; IM: Índice Medio

Se observó que el EPS móvil presentó valores iguales o superiores a 0,85 a partir de 1530, 1610 y 1655 en las cronologías estándar Regional, grupo Alto y grupo Bajo, respectivamente (Fig. 2.30). El RBAR mostró valores variables a lo largo del tiempo, sobre todo durante los primeros años de las cronologías.

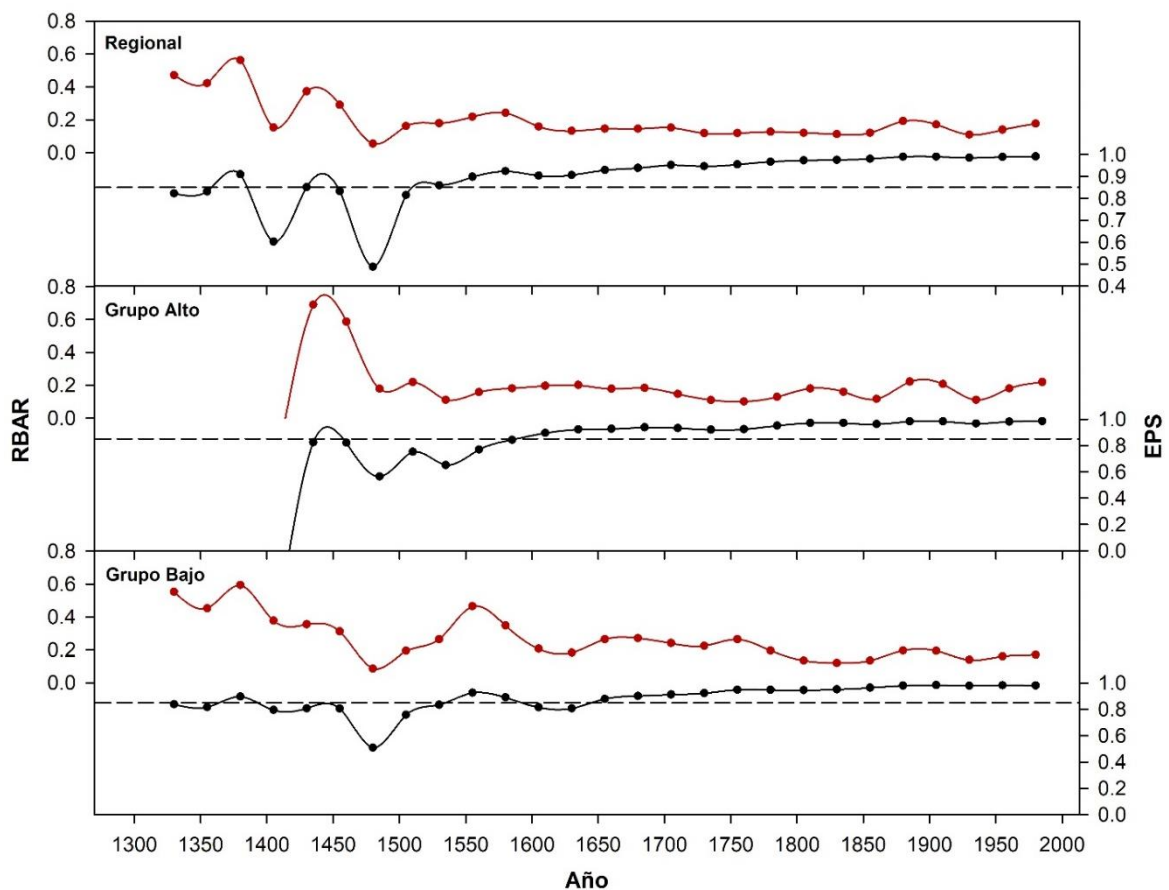


Figura 2.30. Estadísticos RBAR (líneas rojas) y EPS (líneas negras) móviles de las cronologías estándar Regional, grupo Alto y grupo Bajo de *A. araucana* de sitios méxicos.

2.4.11 Análisis de tendencias en el crecimiento

La Figura 2.31 muestra las frecuencias de incremento radial anual (IRA) de los grupos Alto y Bajo para los períodos 1800-1899, 1900-1950 y 1951-2012. Se observó que el crecimiento en general es menor en el grupo Alto comparado con el grupo Bajo. Esto se evidenció por la mayor frecuencia relativa de las clases de IRA mayores en el grupo Bajo. Se encontró también una mayor frecuencia de anillos angostos durante la segunda mitad del siglo XX en comparación con los períodos anteriores, principalmente en el grupo Bajo. Las pruebas de Kolmogorov-Smirnov entre las Funciones de Distribución Acumulada empíricas (FDA) indicaron que no existen diferencias significativas entre las FDA de los diferentes períodos del grupo Alto y entre las FDA de los períodos 1800-1899 y 1900-1950 del grupo Bajo (p -valores $> 0,05$). La FDA del período 1951-2012 del grupo Bajo mostró diferencias significativas con los dos períodos anteriores (p -valores $< 0,05$).

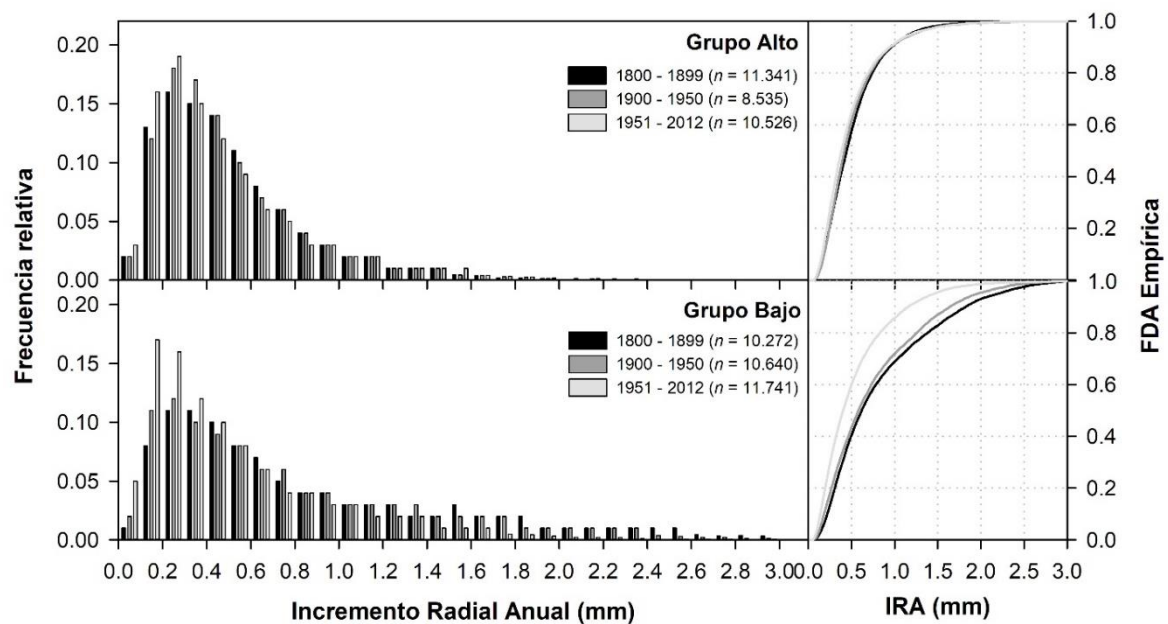


Figura 2.31. Frecuencia de incremento radial anual (IRA) de distintos períodos de tiempo para el grupo Alto y el grupo Bajo de *Araucaria araucana*. n indica el número de anillos considerados para cada período. A la derecha se muestran las Funciones de Distribución Acumulada (FDA) empíricas para cada período de tiempo de los dos grupos.

La Figura 2.32 muestra las cronologías de incremento de área basal (IAB) para el período 1765-2013, período en el que todas las cronologías presentaron un $\text{EPS} \geq 0,85$. La prueba no paramétrica de Pettitt indicó que las series de IAB presentaron un cambio significativo en las tendencias en los años 1850 y 1907 para el grupo Alto y Bajo, respectivamente (p -

valores $< 0,05$). Por otro lado, el análisis de tendencia de Mann-Kendall mostró que el IAB del grupo Alto presentó una tendencia negativa y significativa antes del punto de cambio, mientras que a partir de 1851 la tendencia fue positiva y significativa. El grupo Bajo evidenció tendencias positivas y significativas antes y después del punto de cambio en 1907, pero luego de este año la tendencia mostró una pendiente menor (Tabla 2.12).

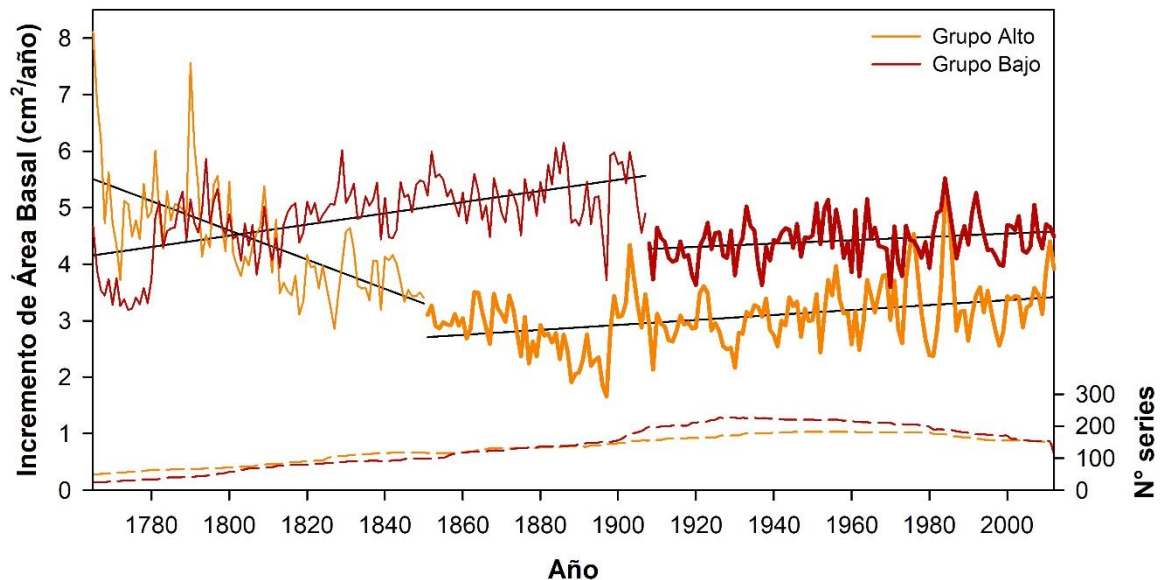


Figura 2.32. Cronologías de incremento de área basal (IAB) del grupo Alto y del grupo Bajo de *Araucaria araucana* de sitios méxicos. Las líneas negras muestran las tendencias de las series antes (líneas finas) y después (líneas gruesas) del punto de cambio. Las líneas de rayas en la parte inferior de cada curva de IAB indican el tamaño muestral.

Tabla 2.12. Resultados del análisis de tendencias basados en el test de Mann-Kendall para las series de incremento de área basal (IAB) de *Araucaria araucana* antes y después del año de cambio en la tendencia, expresados como valores negativos o positivos de tau que indican una tendencia decreciente o creciente, respectivamente.

	Grupo Alto		Grupo Bajo	
	1765 - 1850	1851 - 2012	1765 - 1907	1908 - 2012
tau	-0,522	0,243	0,429	0,146
Z	-5,066	4,414	3,691	4,758
Pendiente de Sen	-0,023***	0,004***	0,010***	0,003***

Niveles de significancia: *, $p < 0,05$; **, $p < 0,01$; ***, $p < 0,001$; ns, no significativo

2.4.12 Crecimiento radial según el sexo

Se construyeron cronologías de incremento radial anual (IRA) para cada clase de sexo de los grupos Alto y Bajo y a nivel regional. La Tabla 2.13 muestra los coeficientes de

correlación de Pearson entre cada una de las cronologías. Se observó que los individuos masculinos y femeninos de cada grupo presentaron mayores coeficientes de correlación entre ellos que entre ellos y los individuos indiferenciados. Los árboles indiferenciados mostraron correlaciones similares tanto con los árboles masculinos como con los femeninos dentro de cada grupo analizado. Por otro lado, las correlaciones entre los grupos fueron siempre mayores entre los árboles del mismo sexo. Todas las correlaciones fueron estadísticamente significativas (p -valores $< 0,05$).

Tabla 2.13. Matriz de correlación entre las cronologías de incremento radial anual (IRA) de *Araucaria araucana* según el sexo de los individuos y el grupo intrarregional, para el período común 1855-2012 (158 años).

	Regional F	Regional M	Regional I	Este F	Este M	Este I	Oeste F	Oeste M	Oeste I
Regional F		0,94*	0,77*	0,97*	0,85*	0,53*	0,90*	0,86*	0,81*
Regional M			0,76*	0,92*	0,87*	0,48*	0,86*	0,90*	0,82*
Regional I				0,69*	0,59*	0,79*	0,77*	0,72*	0,88*
Este F					0,89*	0,51*	0,80*	0,79*	0,73*
Este M						0,52*	0,65*	0,64*	0,61*
Este I							0,39*	0,29*	0,46*
Oeste F								0,92*	0,87*
Oeste M									0,88*
Oeste I									

F: femeninos; M: masculinos; I: indiferenciados

Nivel de significancia: *, $p < 0,05$

Las frecuencias relativas del incremento radial anual (IRA) de cada clase sexual de cada grupo intrarregional se analizaron para el período 1855-2012, período en el que todas las cronologías de IRA presentaron un $EPS \geq 0,85$. La Figura 2.33 muestra las frecuencias de IRA de los grupos Alto y Bajo para los árboles femeninos, masculinos e indiferenciados. Se observó que el crecimiento de los árboles indiferenciados fue menor comparado con los femeninos y masculinos en ambos grupos, siendo esta diferencia mayor en el grupo Bajo. Las pruebas de Kolmogorov-Smirnov entre las Funciones de Distribución Acumulada empíricas (FDA) indicaron que todas las clases de sexo presentaron diferencias significativas entre sí tanto en el grupo Alto como en el grupo Bajo (p -valores $< 0,05$). También se observó que en el grupo Alto los individuos femeninos presentaron mayores IRA que los masculinos, mientras que en el grupo Bajo se observó lo contrario.

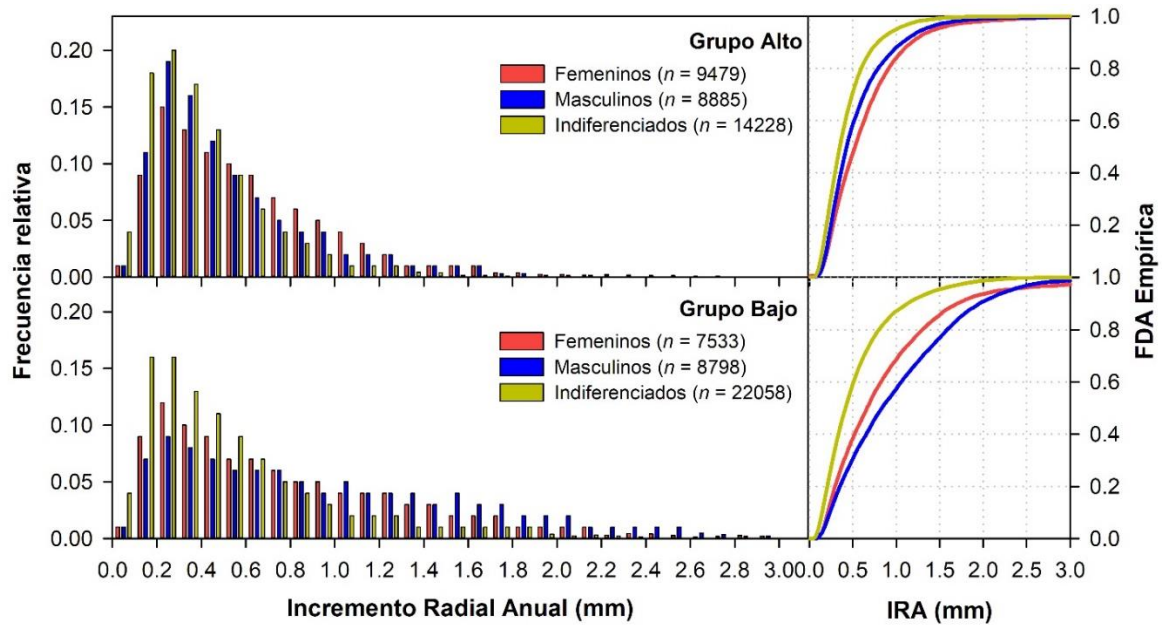


Figura 2.33. Frecuencia de incremento radial anual (IRA) de árboles de *Araucaria araucana* de distintos sexos para el grupo Alto y el grupo Bajo. n indica el número de anillos considerados para cada clase de sexo. A la derecha se muestran las Funciones de Distribución Acumulada (FDA) empíricas para cada sexo de los dos grupos.

Por otro lado, el análisis de Kruskal-Wallis entre los valores de IRA de las clases de sexo de cada grupo para el período común 1855-2012, indicó que las clases por sexo de todos los grupos fueron significativamente diferentes entre sí ($H=702,92$; p -valor $< 0,0001$), excepto entre los individuos masculinos del grupo Alto y los indiferenciados del grupo Bajo, y entre los femeninos y masculinos a nivel regional (p -valores $> 0,05$) (Fig. 2.34).

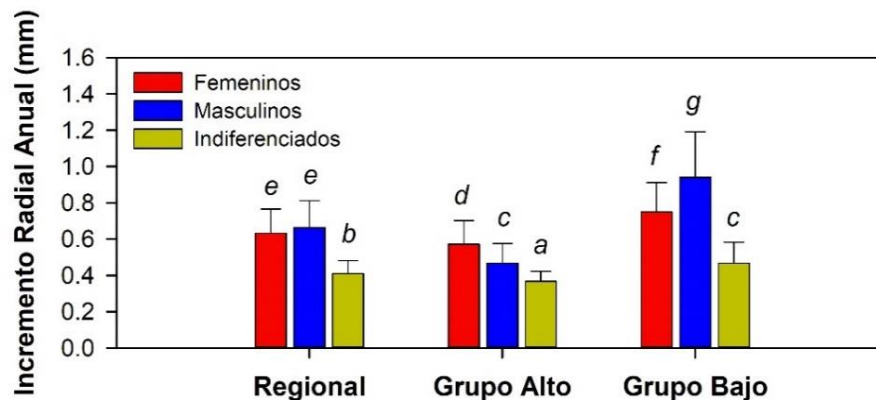


Figura 2.34. Comparación entre valores de incremento radial anual (IRA) según el sexo y el grupo de sitios de *Araucaria araucana*. Letras diferentes muestran diferencias significativas entre el IRA basadas en el análisis *post-hoc* de Dunn luego del análisis no paramétrico Kruskal-Wallis. Las barras indican el desvío estándar.

Las Figuras 2.33 y 2.34 muestran que los árboles masculinos del grupo Bajo presentaron los valores más altos de IRA, seguidos de los femeninos del mismo grupo. Los individuos indiferenciados del grupo Alto mostraron los valores más bajos de IRA. Por otro lado, en todos los casos los árboles indiferenciados mostraron menor variabilidad del IRA, lo que se evidenció en los menores valores de desvíos estándar.

La Figura 2.35 muestra el promedio del incremento radial anual (IRA) acumulado de los individuos de distinto sexo de cada grupo de sitios. Se observó que la tasa de crecimiento de los árboles masculinos y femeninos fue similar durante los primeros 200 y 120 años de vida en el grupo Alto y Bajo, respectivamente. A partir de estos años los árboles femeninos mostraron una tasa de crecimiento mayor. Lo mismo se evidenció a nivel regional. Se observó también que, tanto árboles femeninos como masculinos del grupo Alto y Bajo crecieron más rápidamente durante los primeros 300 y 150 años de vida, respectivamente, que luego de ese período. Los árboles indiferenciados mostraron tasas de crecimiento visiblemente menores en todos los casos y muy similares entre los distintos grupos.

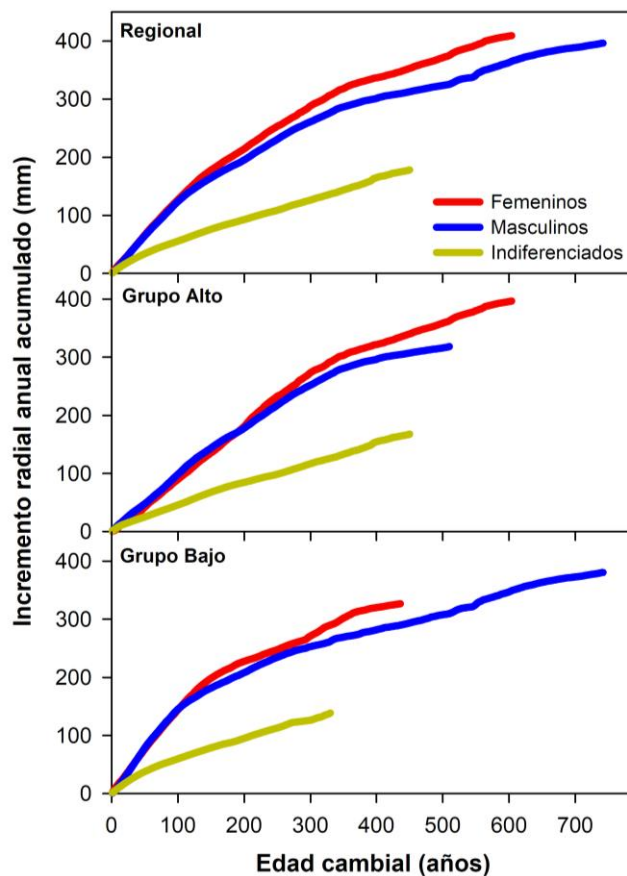


Figura 2.35. Incremento radial anual acumulado de *Araucaria araucana* ordenado por edad cambial para cada clase de sexo y los distintos grupos de sitios.

2.4.13 Crecimiento radial según clases de edad

Se construyeron cronologías de incremento radial anual (IRA) para cada clase de edad y grupo de estudio. La Tabla 2.14 muestra los coeficientes de correlación de Pearson entre cada una de las cronologías para el período común en que todas las cronologías mostraron un $\text{EPS} \geq 0,85$. Se observó que las cronologías correspondientes a la misma clase de edad presentaron mayores coeficientes de correlación que cuando se compararon con las otras clases.

Tabla 2.14. Matriz de correlación entre las cronologías de incremento radial anual (IRA) de *Araucaria araucana* según las clases de edad y el grupo intrarregional, para el período común 1980-2012 (33 años).

	Este J	Este A	Este Md	Oeste J	Oeste A	Oeste Md	Regional J	Regional A	Regional Md
Este J		0,50*	0,25	0,59*	0,18	0,15	0,78*	0,41*	0,23
Este A			0,81*	0,51*	0,69*	0,55*	0,46*	0,93*	0,77*
Este Md				0,34*	0,57*	0,68*	0,22	0,77*	0,95*
Oeste J					0,58*	0,54*	0,90*	0,60*	0,44*
Oeste A						0,78*	0,37*	0,89*	0,69*
Oeste Md							0,31	0,72*	0,86*
Regional J								0,47*	0,27
Regional A									0,81*
Regional Md									

J: jóvenes; A: adultos; Md: maduros

Nivel de significancia: *, $p < 0,05$

Las frecuencias relativas del incremento radial anual (IRA) de cada clase de edad de los grupos Alto y Bajo se analizaron para el período 1955-2012, período en el que todas las cronologías de IRA presentaron un $\text{EPS} \geq 0,85$ (Fig. 2.36). Al comparar las distribuciones de frecuencias del IRA entre los dos grupos, se observó que en general presentaron crecimientos similares. Al comparar las clases de edad de cada grupo, los árboles jóvenes del grupo Alto presentaron mayores crecimientos, mientras que en el grupo Bajo esto se evidenció en los individuos adultos. En ambos grupos la clase madura mostró el menor IRA para el período considerado. Al comparar las FDA empíricas de las clases de edad del grupo Alto se encontraron diferencias significativas entre todas (p -valores $< 0,05$). Los árboles maduros del grupo Bajo mostraron diferencias significativas con los jóvenes y adultos (p -valores $< 0,05$), mientras que no se encontraron diferencias entre la clase joven y adulta ($p > 0,05$).

Por otro lado, al comparar los valores de incremento radial anual (IRA) entre clases de edad de todos los grupos para el período común 1955-2012, se observó que existen diferencias significativas entre sí ($H=251,15$; $p\text{-valor} < 0,0001$) (Fig. 2.37). Los valores más bajos de IRA se encontraron en los árboles maduros del grupo Regional, mientras que los individuos jóvenes del grupo Alto mostraron los mayores IRA. Todas las clases de edad de todos los grupos presentaron similares desvíos estándar, evidenciando igual variabilidad en el IRA.

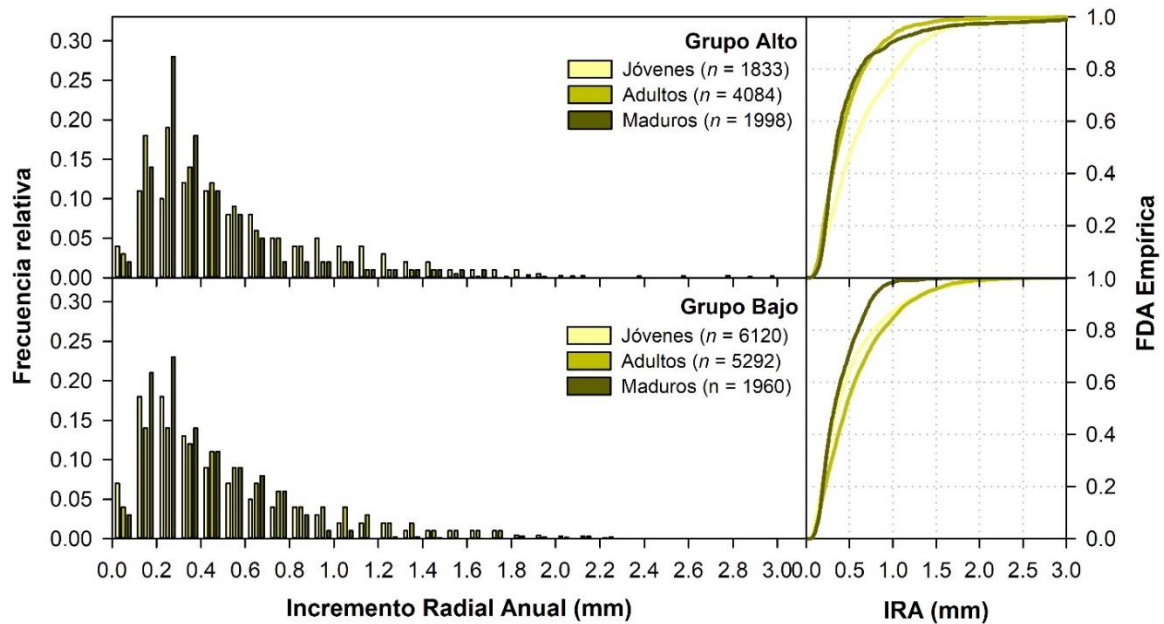


Figura 2.36. Frecuencia de incremento radial anual (IRA) de árboles de *Araucaria araucana* de distintas clases de edad para el grupo Alto y el grupo Bajo. n indica el número de anillos considerados para cada clase de edad. A la derecha se muestran las Funciones de Distribución Acumulada (FDA) empíricas para cada clase de edad de cada grupo.

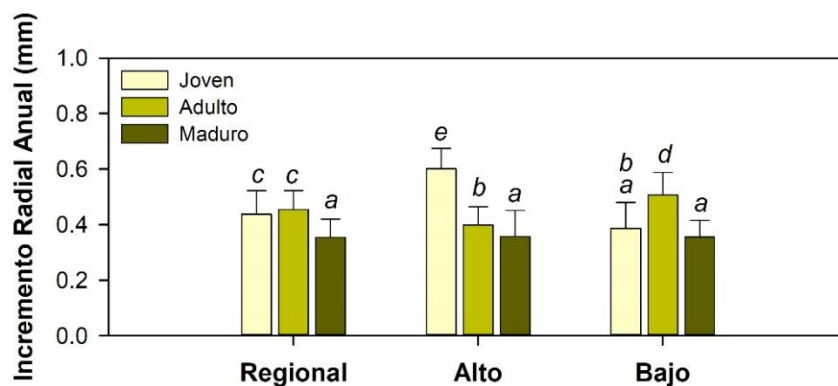


Figura 2.37. Comparación entre valores de incremento radial anual (IRA) según las clases de edad de los grupos de sitios de *Araucaria araucana*. Letras diferentes muestran diferencias significativas según el test de Conover luego del análisis no paramétrico Kruskal-Wallis. Las barras indican el desvío estándar.

2.5 DISCUSIÓN

2.5.1 Estructura de los bosques méxicos de *A. araucana*

En el presente estudio se analizaron ocho sitios, todos pertenecientes al tipo de bosque Araucaria-Lenga (*Araucaria araucana*-*Nothofagus pumilio*). Esta asociación es el tipo de bosque más extenso que incluye a la especie *A. araucana* en Patagonia (Schmidt, 1977; Veblen, 1982). Este tipo de asociación de especies parecería ocurrir en altas altitudes donde la tolerancia de *Araucaria* a las condiciones más húmedas se superpone con la tolerancia de Lenga a las condiciones más secas (Schmidt, 1977; Veblen, 1982). El tipo de bosque mixto *A. araucana*-*N. pumilio* en Argentina, está principalmente confinado en las laderas de exposición sur, mientras que las laderas con exposición norte en general presentan bosques puros de *A. araucana* (Veblen, 1982). Esto podría explicar la ausencia de individuos de *N. pumilio* en las parcelas de los sitios Caviahue, Verde Chico y Pinalada Redonda, ubicadas todas en laderas con exposición sureste en el caso de Caviahue, y noreste en Verde Chico y Pinalada Redonda (Tabla 2.1). Por otro lado, la mayor resistencia de *A. araucana* a incendios de baja a moderada intensidad, el reclutamiento continuo y la mayor tolerancia a la sombra, la convierten en mejor competidora frente a *N. pumilio* (Fajardo & González, 2009). Esto podría también explicar la mayor presencia relativa de individuos de *Araucaria* en todos los sitios analizados (Fig. 2.7).

La densidad de árboles dentro de cada sitio y entre sitios fue muy variable. Los valores de densidad de todos los sitios se encontraron dentro del rango de densidades informado por Burns (1991), que va de 268 a 919 individuos/ha en bosques mixtos *Araucaria*-Lenga, excepto en Pinalada Redonda donde la densidad fue mayor (Tabla 2.2). Cabe destacar que la densidad informada por Burns (1991) incluyó árboles con diámetros a la altura del pecho (DAP) > 4 cm, mientras que en el presente estudio se consideraron sólo los individuos con DAP \geq 8 cm. Esto podría subestimar la densidad de los sitios de este trabajo respecto del llevado a cabo por Burns (1991). Densidades similares de bosques méxicos también fueron informadas por Mundo (2011). Los efectos dependientes de la densidad han sido ampliamente estudiados, y en muchos casos se ha demostrado que juegan un papel importante en la dinámica de las poblaciones forestales (He & Duncan, 2000). Por otro lado, se analizó la presencia de plantines de *A. araucana* del sotobosque a fin de caracterizar los distintos estratos. Se observó que, en general, a medida que aumentó la altura del plantín disminuyó su abundancia, indicando la posible existencia de factores

de estrés que limitan e impiden el desarrollo de los plantines a medida que éstos crecen. Los sitios Rucachoroi y Valle El Salvo presentaron más abundancia de plantines de tamaños entre 21 y 50 cm que de 0 a 20 cm, lo que podría indicar la presencia de algún factor de disturbio que afecta principalmente a las edades más tempranas de la vida del árbol, o la presencia de algún factor limitante de la producción, disponibilidad o germinación de las semillas durante los años previos al muestreo (Tabla 2.4). Se ha sugerido que el establecimiento de plántulas de *Araucaria* está limitado por la ocurrencia de eventos de gran producción de semillas (masting), la depredación de semillas pre y post-dispersión y las características del sotobosque ([Sanguinetti & Kitzberger, 2009](#); [Duplancic, 2011](#)). Particularmente en bosques mésicos, la producción de semillas es el factor limitante para la regeneración en períodos intermasting, mientras que la depredación de semillas regula la magnitud del establecimiento de plántulas. Sin embargo, se ha demostrado que la regeneración está limitada a micrositios favorables para la germinación ([Sanguinetti & Kitzberger, 2009](#)), y que los distintos niveles de regeneración a nivel local podrían estar vinculados a distintos niveles de perturbación. En este sentido, y debido a la variedad de estructuras de plantines encontradas en los sitios mésicos analizados, estudios más detallados y orientados a entender ecológicamente estas diferencias se tornan necesarios.

La representación de sexos es otra característica de los bosques que puede influir en su estructura y dinámica. Los distintos sitios de estudio mostraron proporciones variables de individuos masculinos y femeninos, indicando que existe relación entre la razón de sexos y el sitio (Tabla 2.5). En este sentido, una gran cantidad de factores pueden contribuir en la determinación del sexo y la proporción de sexos en la población de especies dioicas. Éstos incluyen factores genéticos ([Ainsworth, 2000](#)) y factores ambientales que influyen en la fertilización diferencial, en la germinación, en la floración, en la mortalidad o en la combinación de todos o algunos de los anteriores ([Sinclair et al., 2012](#) y citas incluidas). A nivel regional, los sitios presentaron ~61% de individuos indiferenciados, es decir que no habían alcanzado la madurez sexual al momento del muestreo, mientras que el 19% estuvo compuesto por árboles femeninos y el otro 20% por masculinos. Es decir, que la razón de individuos masculinos y femeninos (M/F) a nivel regional fue de 1:1. Estos resultados coinciden con la teoría de la relación de sexos que predice que la selección natural actuará para equilibrar una proporción de sexos de 1:1 en la población, siempre que los costos para producir una descendencia de ambos sexos sean iguales y si la aptitud reproductiva

difiere con el tamaño o la edad de la misma forma en individuos masculinos y femeninos (Charnov, 1982). Resultados similares fueron reportados por Hadad (2013) para bosques xéricos de *A. araucana*, mientras que Gallo et al. (2004) informaron una razón M/F de 1,29 para sitios méxicos de las zonas de Rucachoroi y Tromen, evidenciando una mayor proporción de individuos masculinos en esas áreas. Nuñez et al. (2008) también informaron una proporción 1:1 a nivel regional en bosques de *Austrocedrus chilensis* del noroeste de Patagonia, aunque encontraron diferencias espaciales en la distribución de sexos a lo largo de gradientes ambientales presentes en la zona. Ortiz et al. (2002) también observaron diferencias en la razón M/F a lo largo de un gradiente altitudinal en *Juniperus communis* subsp. *alpina*. Ambos trabajos reafirman la hipótesis de que la mayoría de las especies dioicas están segregadas espacialmente a lo largo de gradientes ambientales (Bierzychudek & Eckhart, 1988). Por otro lado, al analizar la distribución de sexos de *A. araucana* según la edad de los individuos, no fue posible observar una edad o período de edad a partir del que los árboles alcanzan la diferenciación o madurez sexual, ya que se observó un solapamiento entre las edades de las distintas clases sexuales (Fig. 2.9 y 2.10). Se observaron individuos diferenciados sexualmente a partir de los 51 años de edad cambial, mientras que los individuos indiferenciados se extendieron hasta los 550 años. Esto podría indicar que otros factores, aparte de la edad, incidirían en el mecanismo de diferenciación sexual de los árboles de *A. araucana* de sitios méxicos. Estos resultados son similares a los informados por Muñoz Ibañez (1984), que observó en el área de Lonquimay en Chile que *A. araucana* se diferenció sexualmente cuando los árboles superaron los 30 años de edad. Por otro lado, Hadad (2013) encontró en bosques xéricos de *A. araucana* que los árboles se diferenciaron sexualmente a partir de los 75 años. Cabe destacar que por el método de muestreo llevado a cabo en este trabajo, no se analizaron árboles menores a 50 años de edad cambial, por lo que no se pudieron estudiar los primeros años de vida del árbol.

La estructura de edad de un bosque está determinada por la combinación de las tasas de natalidad y mortalidad de los árboles en el tiempo (Brown & Wu, 2005), como resultado de la magnitud y frecuencia de disturbios (Oliver & Larson 1996). Los sitios analizados en este trabajo presentaron distribuciones de edades variables indicando diferencias en la dinámica de cada bosque (Fig. 2.11). En general, las coníferas más viejas registradas se asocian a sitios de ambientes extremos, como aquellos situados en altas altitudes (Schulman, 1954; Rebertus et al., 1991; Wang et al., 2004). En este sentido, los sitios

Batea Mahuida, Caviahue, Las Lecheras y Valle El Salvo fueron los que presentaron mayor número de individuos mayores a 300 años de edad, sitios ubicados todos a mayores altitudes, excepto Valle El Salvo que presenta una altitud menor. Se ha propuesto que, tal vez, la longevidad de las coníferas evolucionó como una adaptación a la persistencia dentro de los bosques mixtos de angiospermas, permitiéndoles mayores oportunidades de regeneración dentro de un sistema altamente competitivo (Burns, 1991).

Por otro lado, se determinaron clases de edad considerando aspectos biológicos y/o ecológicos de los árboles. La mayoría de los trabajos que analizan la respuesta de los árboles al clima en función de la edad, usan diferentes criterios para determinar las clases etarias. Algunos definen las clases de edad en función del compromiso más razonable entre número de muestras y desagregación suficiente de los datos (p. ej., Carrer & Urbinati, 2004; Esper et al., 2008; Yu et al., 2008), otros seleccionan los árboles más jóvenes y los más viejos del total para representar las categorías jóvenes y adultos, respectivamente (p. ej., Vieira et al., 2009; Copenheaver et al., 2011), mientras que en otros trabajos se determinan las clases de edad arbitrariamente (p. ej., Linderholm & Linderholm, 2004; Rozas et al., 2009; Navarro-Cerrillo et al., 2014). El método DIRECT propuesto por Matskovsky y Helama (2016), a pesar de haber sido desarrollado para realizar reconstrucciones climáticas, resultó de utilidad para la determinación de las clases de edad de *A. araucana*. Este método permitió identificar diferentes intensidades de respuesta del crecimiento de los árboles de *Araucaria* a las variables climáticas, como la temperatura media, en función de la edad. Así, mediante la maximización de las diferencias en las respuestas del crecimiento a una de las variables climáticas de mayor influencia en el mismo (p. ej., Mundo et al., 2012a; Hadad et al., 2015), fue posible identificar diferentes clases de edad. Se determinaron tres clases de edad, la clase Joven, compuesta por individuos de 1 a 150 años, la clase Adulta, de 151 a 270 años, y la clase Madura, de más de 270 años de edad. Por otro lado, el método propuesto por Hadad et al. (2015) que utiliza la curva regional de crecimiento (CRC) para la determinación de las clases de edad, no fue recomendable para los sitios de bosques méxicos. Este método fue aplicado en bosques xéricos y abiertos de *A. araucana* donde el crecimiento de los árboles está poco influenciado por relaciones de competencia entre los individuos y por lo tanto se espera que todos los árboles presenten una curva de crecimiento biológico clásica y similar entre ellos. Por el contrario, en bosques cerrados y de mayor densidad, se espera que las interacciones entre individuos sean mayores, modificando la dinámica de crecimiento de

los árboles y afectando así la curva o tendencia biológica de crecimiento. Así, en bosques mésicos, mixtos, cerrados, con alta densidad de individuos y alto grado de competencia, como los analizados en este trabajo, la curva clásica de crecimiento biológico no se encuentra usualmente representada por la mayoría de los árboles, por lo tanto no es posible obtener una curva regional de crecimiento (CRC) que represente colectivamente el crecimiento de los árboles en el sitio o la región. Para estos casos, el método propuesto por Hadad et al. (2015) no es recomendable. Finalmente, Hadad et al. (2015) identificaron en bosques xéricos de *A. araucana* en contacto con la estepa patagónica clases de edad similares a las determinadas en este trabajo, a pesar que ambos estudios utilizan metodologías diferentes. Esto podría indicar una posible respuesta regional del crecimiento de los árboles de *Araucaria* en función de la edad.

2.5.2 Relación edad-altura-diámetro

En las ciencias forestales existe una necesidad general de estimar la edad de los árboles a partir de su diámetro. Tal estimación se basa generalmente en la relación empírica entre la edad y el diámetro del árbol, siendo la confiabilidad de dicha estimación dependiente de la estabilidad de la relación entre estas dos variables (Xing et al., 2012). En *A. araucana* de sitios mésicos, esta relación fue lineal, positiva y significativa en todos los sitios analizados, aunque el modelo de regresión y el ajuste del mismo fue variable entre sitios (Fig. 2.17). Los valores de R^2 de los modelos variaron entre 0,10 en Verde Chico y 0,86 en Caviahue. Valores entre 0,33 y 0,63 fueron informados para sitios xéricos de *Araucaria*, observándose un mejor ajuste del modelo cuando sólo se consideraron árboles entre 1 y 300 años de edad (Hadad, 2013). Por otro lado, Veblen y Lorenz (1987) observaron coeficientes entre 0,17 y 0,86 para *Nothofagus dombeyi*, y valores entre 0,10 y 0,54 para *Austrocedrus chilensis* creciendo en el noroeste de Patagonia. A nivel regional se observaron coeficientes de 0,56 y 0,46 para *A. araucana* de sitios mésicos y xéricos, respectivamente, de 0,48 para *N. dombeyi* y de 0,54 para *A. chilensis* (Veblen & Lorenz, 1987), evidenciando en todos los casos valores medios a bajos de la relación entre la edad y el diámetro de estas especies del norte de Patagonia. Se analizó también la relación entre edad y altura total del árbol y se observó una relación positiva, lineal y significativa en todos los sitios, excepto en Senda a Rucachoroi (Fig. 2.18). Los valores de R^2 variaron entre 0,24 en Las Lecheras y 0,80 en Caviahue, y a nivel regional el coeficiente fue de 0,31, indicando que el modelo edad-altura presentó bajo poder de predicción. Se analizó también la relación altura-diámetro en cada sitio y a nivel regional. La relación entre el

diámetro y la altura total del árbol se usa comúnmente para estimar el volumen del árbol, y por lo tanto es un componente fundamental de muchos modelos de crecimiento y rendimiento y de planificación forestal (Saunders & Wagner, 2008; Mehtätalo et al., 2015). Aún más, las funciones altura-diámetro pueden usarse para predecir indirectamente el crecimiento en altura cuando las mediciones de altura no están disponibles (Larsen & Hann, 1987). Estas funciones permiten reemplazar tediosas mediciones a campo, como la altura, por otra variable de mayor practicidad, como el diámetro, disminuyendo los esfuerzos de muestreo (Mehtätalo et al., 2015). Se han informado dos tipos de modelos altura-diámetro en la literatura: los modelos locales y los modelos regionales o “generalizados”. Los modelos locales dependen normalmente del diámetro del árbol y tiene aplicación sólo en el sitio de donde se extrajeron los datos, mientras que los generalizados son una función del diámetro, la edad, el sexo u otras variables de los sitios, como el área basal por hectárea, la densidad, la altitud, latitud y longitud, entre otros, y por ello se pueden aplicar a nivel regional (Soares & Tomé, 2002), evitando tener que establecer relaciones individuales de altura-diámetro para cada sitio de estudio (Temesgen & Gadow, 2004). De este modo, una única ecuación o modelo permite estimar con bastante precisión la altura de cualquier árbol que se desarrolle dentro del ámbito de aplicación del modelo (Barrio-Anta et al., 2004). Los modelos locales altura-diámetro de *A. araucana* estuvieron representados por regresiones lineales simples que variaron en sus parámetros en los distintos sitios. Los coeficientes de ajuste variaron entre 0,70 en Rucachoroi y 0,90 en Cavihue, siendo en todos los casos estadísticamente significativos (Fig. 2.19). A nivel regional, el modelo de regresión lineal altura-diámetro presentó un R^2 de 0,68, siendo el modelo que mejor se ajustó a los datos en comparación con los modelos diámetro-edad y altura-edad (Fig. 2.20). En función de estos resultados se puede concluir que el diámetro es un buen estimador de la altura de los árboles en todos los sitios de bosque méxico de *A. araucana* estudiados, aunque la calidad del estimador varía de acuerdo a los distintos sitios. En base a esto, se estimó un modelo altura-diámetro generalizado para los sitios méxicos de *A. araucana*. Para ello, se aplicó un Modelo Lineal Mixto y se observó que los valores de altura dependen del diámetro y del sexo de los individuos y que al incluir la variabilidad de los sitios como efectos aleatorios dentro del modelo, el valor predictivo del mismo aumentó considerablemente respecto a cuando solo se consideró el diámetro de los individuos (Fig. 2.21). Modelos de Efectos Mixtos Lineales y No lineales han sido aplicados para otras especies forestales para modelar la relación altura-diámetro a nivel regional (p. ej., Saunders & Wagner, 2008; Mehtätalo et

al., 2015). Por otro lado, cuando se compararon los valores de altura, diámetro y edad de los árboles entre los distintos sitios de estudio, se observaron diferencias significativas de las variables entre los sitios, evidenciando una alta variabilidad a nivel regional (Fig. 2.22). Estos resultados indicaron que existe una gran variedad de respuestas del crecimiento de *Araucaria* en los sitios méxicos, y que las mismas pueden deberse, entre otras cosas, a las características del sitio, a las condiciones ambientales donde se desarrollan y a los aspectos genéticos de la especie.

2.5.3 Análisis de los anillos de crecimiento de *A. araucana*

A pesar de las dificultades que surgieron debido a las particularidades en la anatomía de la madera de *A. araucana* que se informaron en la sección 2.4.7.1 de este Capítulo, se pudieron confeccionar cronologías de larga extensión y confiabilidad estadística para todos los sitios de estudio. La extensión de las cronologías varió en los distintos sitios, siendo la más corta la de Verde Chico, de 298 años, y la más larga la de Valle El Salvo, de 741 años. Las cronologías más cortas pertenecen a los sitios Verde Chico, Rucachoroi y Pinalada Redonda. Esta menor extensión puede deberse a la ocurrencia de algún tipo de disturbio en el pasado que limitó la presencia de individuos longevos (Mundo, 2011), o a que son sitios ubicados a menores altitudes y por lo tanto en condiciones menos extremas para el crecimiento, ya que como se mencionó anteriormente, en general los árboles más viejos registrados se asocian a sitios de ambientes extremos (Schulman, 1954). Esto podría explicar también la mayor presencia de individuos longevos observados en bosques xéricos de *A. araucana*, para los que se han informado cronologías de más de 600 años para cinco sitios diferentes (Hada, 2013). El sitio Valle El Salvo, a pesar de ser un sitio de baja altitud, fue el que presentó los individuos más longevos. Esto podría deberse a la dificultad en el acceso al sitio y probablemente el menor impacto por disturbios antrópicos. Por otro lado, se observó también una gran variabilidad en el incremento radial anual (IRA) o ancho de anillos de crecimiento entre los distintos sitios de estudio (Fig. 2.24). Estas diferencias pueden deberse tanto a factores ambientales (climáticos, de micrositio, etc.) como a una desigual representación de las distintas clases de edad en el período de tiempo considerado, lo cual podría inducir diferentes tendencias en el crecimiento. Los análisis de tendencias del IRA evidenciaron que todos los sitios mostraron tendencias negativas y significativas en su crecimiento a lo largo del tiempo, excepto Las Lecheras que no presentó tendencia alguna (Fig. 2.23). Estas tendencias pueden estar dadas tanto por tendencias propias del crecimiento biológico como por efecto

de factores ambientales, o por una combinación de ambos. Se analizó también el IRA acumulado o tasa de crecimiento de los árboles, variable que resulta interesante para evaluar los ritmos o tendencias de crecimiento de cada árbol a lo largo de su vida (Roig et al., 1992). Se observó una gran variabilidad en las tasas de crecimiento en todos los sitios de estudio (Fig. 2.25). Esta gran variabilidad en el comportamiento del crecimiento de los árboles, parecería ser una característica propia de los árboles en condiciones de bosques naturales (Lieberman & Lieberman, 1985). Esto podría vincularse a diferencias en las condiciones de micrositio, en la dinámica interna de cada bosque, en las condiciones y características genéticas y/o fenotípicas de los árboles, en las condiciones ambientales y climáticas a lo largo del tiempo, entre otras. En este sentido, se ha sugerido que las especies dominantes y aquellas con mayor tolerancia a la sombra, como *Araucaria*, presentarían mayor variación intraespecífica en las tasas de crecimiento que aquellas especies del sotobosque o intolerantes a la sombra (Lieberman et al., 1985). Hadad (2013) informó para bosques xéricos de *A. araucana* que los árboles muestran un rápido crecimiento inicial, principalmente durante los primeros 200 años de edad, sugiriendo que estos árboles se establecieron en sitios abiertos. Por el contrario, en los sitios méxicos, donde la densidad forestal es mucho mayor, no se observó un período inicial de mayor velocidad de crecimiento, lo que podría deberse a la mayor competencia por los recursos que experimentan estos árboles limitando el crecimiento sobre todo durante las primeras etapas de la vida del árbol. Por otro lado, el promedio de las tasas de crecimiento de los árboles de cada sitio fue en todos los casos menor a las tasas promedio encontradas para los sitios xéricos (Hadad, 2013), indicando la existencia de factores limitantes del crecimiento en los sitios méxicos, como podrían ser la alta competencia, las bajas temperaturas, las altas altitudes de los sitios, entre otros. El incremento medio anual (IMA) de todos los sitios fue de 0,9 mm, y los valores variaron entre 0,49 y 1,62 mm entre los distintos sitios. Hadad (2013) informó un IMA de 0,67 mm para los sitios xéricos, con valores extremos de 0,58 y 0,74 mm para distintos sitios, mientras que Mundo (2011) indicó un IMA de 0,779 mm para sitios esteparios y de 0,959 mm para sitios méxicos. Juaneda (2017) informó para sitios méxicos, xéricos y sitios de las Sierras del Chachil, valores de IMA de 1,028, 0,879 y 0,850 mm, respectivamente. En base a estos resultados, se puede observar que en general los sitios méxicos de *A. araucana* parecerían tener valores de IMA mayores que aquellos que se encuentran en condiciones más secas, evidenciando que los árboles tienen diferente respuesta del crecimiento a lo largo del gradiente ambiental de Patagonia. A pesar que la sensibilidad media (SM) promedio de

todos los sitios fue de 0,20, valor similar a los registrados por Mundo (2011), Hadad (2013) y Juaneda (2017) para cronologías de *A. araucana* creciendo en distintos ambientes, se observó que el grupo Alto presentó una sensibilidad media mayor a la del grupo Bajo. Resultados similares fueron informados para *Nothofagus pumilio* creciendo a lo largo de un gradiente altitudinal en el norte de Patagonia, donde se observó que la sensibilidad media aumentó junto con el aumento de la elevación de los sitios (Villalba et al., 1997). La sensibilidad media (SM) es una medida de la variabilidad anual de los anillos de crecimiento y se considera alta cuando supera el valor de 0,3 (Shiyatov, 1986), por lo que los bosques de Araucaria a nivel regional presentaron un valor medio de sensibilidad.

Por otro lado, el análisis de correlación entre las cronologías de los distintos sitios reveló que existe una señal de crecimiento común a lo largo de los sitios méxicos de *A. araucana* (Tabla 2.9). A su vez, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP), técnica multivariada que ha sido exitosamente utilizada en dendrocronología para el ordenamiento o clasificación de árboles (Peters et al., 1981; García-González et al., 1997; Savva et al., 2006; Rodríguez-Catón et al., 2015) y cronologías de distintos sitios (Villalba et al., 1997; Villalba & Veblen, 1997; Mundo et al., 2012a; Juaneda, 2017). El ACP evidenció que ~71% de la varianza pudo ser explicada por el Componente Principal 1 (CP1), afirmando la presencia de patrones de crecimiento radiales semejantes entre los árboles de sitios méxicos. Estos análisis justificaron la construcción de una cronología Regional que incluyó todos los sitios de estudio. El CP2 explicó un 7,3% del total de la varianza y permitió agrupar los sitios en dos grupos intrarregionales que se diferenciaron entre sí por sus características geográficas, principalmente por la altitud (Fig. 2.28 y Tabla 2.10). El grupo Alto se compuso de los sitios Caviahue, Las Lecheras, Batea Mahuida y Senda a Rucachoroi, con una altitud media de 1626 msnm, y el grupo Bajo estuvo representado por los sitios Rucachoroi, Verde Chico, Valle El Salvo y Pinalada Redonda, con una altitud media de 1262 msnm. Mundo et al. (2012a) también observaron que los sitios de *A. araucana* se agruparon en función de la altitud a lo largo del gradiente de precipitación de la región, identificando como altitud límite entre los dos grupos la cota de 1400 msnm. Cabe mencionar que Mundo et al. (2012a) consideraron sitios de bosque xéricos y méxicos en su estudio, es decir trabajaron a un nivel espacial mayor al considerado en el presente estudio, donde solo se analizaron los sitios méxicos. A pesar de estas distintas escalas espaciales, en ambos casos se identificaron diferentes patrones de crecimiento radial a lo

largo del gradiente altitudinal. Numerosos estudios han informado diferencias en el crecimiento radial a lo largo de gradientes altitudinales (p. ej., [Villalba et al., 1997](#); [Rolland et al., 1999](#); [Tardif et al., 2003](#); [Wang et al., 2005](#); [Savva et al., 2006](#); [Srur et al., 2008](#); [Levanič et al., 2009](#); [Vitasse et al., 2009](#); [Maxime & Hendrik, 2011](#); [Candel-Pérez et al., 2012](#); [Suárez et al., 2015](#); [Huo et al., 2017](#)) evidenciando que la altitud es un factor de gran influencia en el crecimiento de los árboles en bosques naturales. Por otro lado, el clima y las condiciones ambientales pueden modificarse por factores del sitio incluso en la misma elevación ([Barry, 1992](#); [Bunn et al., 2011](#)), lo que podría justificar el estudio de patrones de crecimiento a escalas aún menores, por ejemplo comparando entre laderas de diferente exposición dentro de un mismo sitio, entre el límite superior y el límite inferior del mismo bosque, entre otros ([Barry, 1992](#)).

2.5.4 Tendencias en el crecimiento de *A. araucana*

El análisis de la variación del incremento radial anual (IRA) de los árboles da una idea de cómo fue el crecimiento a lo largo del tiempo, y de esta manera es posible identificar períodos favorables o desfavorables para el crecimiento. Por otro lado, la comparación del ancho de los anillos de crecimiento entre distintos sitios, clases de edad o sexo de los individuos, permite conocer si estas variables influyen el crecimiento radial de los árboles.

Se observó que, en general, el grupo Alto presentó menores valores de incremento radial anual (IRA) y de incrementos de área basal (IAB) que el grupo Bajo. Resultados similares fueron informados para *Pinus abies* creciendo a lo largo de un gradiente altitudinal ([Lyu et al., 2017](#)). Debido a que los cambios en el crecimiento se encuentran entre las principales respuestas de los árboles a las variaciones ambientales, como los cambios en las concentraciones atmosféricas de CO₂ y el cambio climático ([Hughes, 2000](#); [Körner, 2000](#)), se analizaron las tendencias del crecimiento radial de *A. araucana* de los dos grupos intrarregionales a lo largo del tiempo. En el grupo Alto no se observaron tendencias en el IRA para el período 1800-2012, mientras que en el grupo Bajo se observó que el IRA de los árboles disminuyó desde 1800 hasta 2012, siendo esta disminución en el crecimiento significativamente mayor a partir de 1950 (Fig. 2.31). El análisis de las tendencias en las series de incremento de área abasal (IAB) indican verdaderos períodos de incremento o decaimiento en el crecimiento, ya que es una medida del crecimiento que no disminuye con la edad ([Biondi & Qeadan, 2008](#)). Se observó que el grupo Alto presentó una tendencia negativa en el crecimiento hasta 1850, año a partir del cual experimentó un incremento significativo en el IAB. Por el contrario, el grupo Bajo mostró una tendencia

positiva a lo largo de todo el período de tiempo considerado, pero a partir de 1907 el aumento en el IAB fue menor (Fig. 2.32). Resultados similares han sido informados para *Nothofagus pumilio* del sur de Patagonia, donde se observó que el crecimiento de los árboles disminuyó principalmente luego de la segunda mitad del siglo XX en los sitios de menor altitud, mientras los árboles del límite superior del bosque experimentaron un marcado incremento en el crecimiento (Srur et al., 2008). Tendencias similares a lo largo de gradientes altitudinales también han sido indicadas para otras partes del mundo (p. ej., Peñuelas et al., 2008; Salzer et al., 2009). El marcado aumento en el crecimiento observado en el grupo Alto, pero no en el Bajo, no puede atribuirse solamente a un efecto de fertilización del CO₂, debido a que el incremento del CO₂ es un fenómeno global que ocurre en todas las escalas y por tal se esperaría que el crecimiento también hubiese aumentado en el grupo Bajo. En este sentido, se ha sugerido que a mayores altitudes, donde el agua en general no es un recurso limitante, el aumento de la temperatura jugaría un rol principal (Salzer et al., 2009). El aumento de la temperatura podría favorecer la tasa fotosintética de los árboles, como así también reduciría el período con cobertura nival alargando la estación de crecimiento vegetal, período del año en que los procesos fotosintéticos ocurren (Srur et al., 2008). Cada uno de estos procesos o la combinación de ellos, serían responsables de los incrementos en el crecimiento registrados en bosques de altas altitudes. Por otro lado, las tendencias negativas en el crecimiento generalmente se asocian con situaciones de aumentos de temperatura que junto con disminuciones en las precipitaciones, producirían mayores condiciones de estrés hídrico en los árboles (Peñuelas et al., 2008; Srur et al., 2008). También se han mencionado otros factores que podrían influir negativamente en el crecimiento, como los aumentos en las tasas de respiración resultado de aumentos en la temperatura, limitación de nutrientes del suelo, alta competencia inter e intraespecífica, aumentos de la concentración de O₃, entre otros (Silva et al., 2010). Los resultados observados en el grupo Alto, también podrían llevar a suponer que el secuestro de carbono por estos bosques estaría aumentando o al menos sería constante en el tiempo.

Se analizó también el crecimiento radial según los distintos sexos. Se observó que las correlaciones entre los grupos fueron siempre mayores entre los árboles de *A. araucana* del mismo sexo (Tabla 2.13). Esto indicaría un comportamiento de carácter regional del crecimiento radial de los árboles en función del sexo, que podría atribuirse a características intrínsecas de la especie. El análisis de frecuencias del incremento radial

anual (IRA) de cada sexo y de cada grupo, evidenció que tanto en el grupo Alto como en el Bajo, los individuos indiferenciados fueron los que presentaron menores valores de IRA para el período de tiempo considerado en comparación con los femeninos y masculinos. Esta diferencia fue aún mayor en el grupo Bajo. Los individuos femeninos del grupo Alto presentaron mayores IRA que los masculinos, mientras que en el grupo Bajo se observó lo contrario (Fig. 2.33). Por otro lado, los menores IRA observados en los individuos indiferenciados podrían deberse al costo que conlleva la reproducción y que obliga a los árboles a compensar entre la fecundidad, la supervivencia y el crecimiento (Silvertown & Dodd, 1999) y que impide, en árboles suprimidos o que crecen en condiciones desfavorables, alcanzar la madurez sexual. Esto se evidenció también en las tasas de crecimiento o IRA acumulados de los distintos sexos. Se observó que, en los dos grupos y a nivel regional, los árboles indiferenciados presentaron tasas de crecimiento considerablemente menores a la de los femeninos y masculinos (Fig. 2.35). Estos menores crecimientos observados en los árboles actualmente indiferenciados podrían estar vinculados a un mayor retraso en la madurez sexual de estos individuos, hecho que debería ser analizado en detalle. Por el contrario, los árboles femeninos y masculinos posiblemente desde edades tempranas lograron mejor acceso a la luz y recursos del suelo y ambientales, permitiéndoles destinar desde los primeros años de vida recursos a la reproducción sin afectar significativamente el crecimiento. En general, entre los individuos femeninos y masculinos no se observaron diferencias significativas en sus tasas de crecimiento, aunque a partir de ~200 y ~100 años de edad del grupo Alto y Bajo, respectivamente, los árboles femeninos crecieron levemente más rápido que los masculinos. Resultados similares fueron observados en bosques de *A. araucana* de sitios xéricos, aunque a nivel regional se observó hacia los últimos años de comparación un pequeño incremento de las tasas de crecimiento de los masculinos (Hadad, 2013). Olano et al. (2015) informaron para *Juniperus thurifera* que el crecimiento radial de los árboles femeninos fue mayor en condiciones hidrológicas más favorables, mientras que los masculinos presentaron mayor crecimiento en condiciones de mayor limitación hídrica, afirmando que los árboles femeninos son más sensibles a la sequía y por lo tanto las tasas de asimilación son menores en ambientes más secos. Por otro lado, tanto en los sitios méxicos analizados en este trabajo como en los sitios xéricos, los árboles más longevos registrados corresponden a individuos femeninos (Hadad, 2013).

Por otro parte, se construyeron cronologías de incremento radial anual (IRA) para cada clase de edad. Las correlaciones entre cronologías mostraron mayores coeficientes de correlación entre cronologías de la misma clase de edad (Tabla 2.14). Esto podría evidenciar un comportamiento regional del crecimiento radial de *A. araucana* en función de la edad. Las distribuciones de frecuencias del IRA mostraron, en general, crecimientos similares entre el grupo Alto y Bajo (Fig. 2.36). Esto podría deberse a que el período de comparación se limita a la segunda mitad del siglo pasado, y como se observó en el análisis de tendencias, los árboles del grupo Alto evidenciaron un incremento en el crecimiento mientras que los del grupo Bajo mostraron tasas de crecimiento menores. Estas tendencias opuestas compensarían durante las últimas décadas, las diferencias en el crecimiento observadas anteriormente entre los dos grupos analizados. En los dos grupos, los árboles maduros mostraron los menores valores de IRA. Los mayores valores de IRA se observaron en la clase joven y adulta de los grupos Alto y Bajo, respectivamente, aunque no se evidenciaron diferencias significativas entre los jóvenes y adultos del grupo Bajo. Hadad et al. (2015) determinaron clases de edad similares para bosques xéricos de *A. araucana*, y observaron que el IRA promedio de cada una de las cronologías fue de 1,037 mm para los árboles jóvenes, de 0,927 mm para los adultos, y de 0,432 mm para los maduros, evidenciando una disminución del ancho de anillo a medida que el árbol crece. Este patrón de crecimiento sólo se reflejó en el grupo Alto.

Finalmente, se destaca la diversidad de factores que afectan el crecimiento de los árboles de *A. araucana* y dinámica de los sitios mésicos. Particularmente, y en base a los principales factores de influencia en el crecimiento de los árboles mencionados en la Figura 2.1, se observó que tanto factores ontogenéticos, como edad, sexo y tamaño, y factores ambientales, como aumento de CO₂ atmosférico, altitud y densidad, afectaron el crecimiento de *A. araucana* de sitios mésicos. Se observó que el crecimiento radial y el tamaño del árbol pueden influir en la diferenciación sexual, ya que el costo energético asociado a la maduración sexual está estrechamente vinculado al crecimiento y supervivencia, ambas variables dependientes también del tamaño de los individuos ya que le confieren diferentes aptitudes y capacidades para sobrevivir dentro del bosque. Así, la diferenciación sexual estaría más fuertemente vinculada al tamaño y al crecimiento que a la edad en sí. A su vez, el tamaño podría vincularse a la densidad de árboles y finalmente a las relaciones de competencia entre individuos, ya que ambos factores pueden afectar la capacidad del árbol de crecer y desarrollarse. Se observó también que las variables edad,

altura y diámetro del tronco están estrechamente relacionadas, aunque el diámetro de los árboles se presentó como el mejor estimador de la altura de los mismos. Por otro lado, se identificó la altitud como uno de los factores ambientales que más influye en el crecimiento radial de *A. araucana* de ambientes mésicos, pudiéndose identificar dos grupos de cronologías, las de sitios de altitud (grupo Alto) y las sitios de menor elevación (grupo Bajo). El aumento del CO₂ de la atmósfera también pareciera afectar el crecimiento radial de *Araucaria*, siendo esta influencia más notable en los sitios de mayor elevación. Por el contrario, los árboles del grupo Bajo parecieran estar disminuyendo su crecimiento a pesar del aumento del CO₂ atmosférico, tendencia causada posiblemente por las condiciones de mayor temperatura y menor precipitación registradas principalmente durante la segunda mitad del siglo XX en el norte de Patagonia. En base a estos resultados, estudios complementarios sobre la incidencia del ambiente y de factores ontogenéticos en la fisiología y dinámica del crecimiento ayudarían a alcanzar una mejor comprensión sobre las respuestas diferenciales del crecimiento observadas en este Capítulo.

CAPÍTULO III

Respuesta de A. araucana a variables climáticas según sitio, edad y sexo de los árboles

3.1 INTRODUCCIÓN

3.1.1 Relación clima-crecimiento de los árboles

Como se mencionó en el Capítulo II, a pesar que varios factores ambientales y ontogenéticos pueden influir en las variaciones del crecimiento de los árboles, el clima sigue siendo uno de los factores con mayor influencia en el mismo y en el desarrollo de los bosques en general (Fritts, 1976). En este sentido, es relevante identificar qué variables climáticas modulan el crecimiento de las distintas especies forestales y con qué intensidad. El análisis de las relaciones entre las secuencias de anillos de crecimiento y las secuencias sincrónicas de las variables climáticas mensuales, permite conocer qué variables afectan con mayor intensidad el crecimiento radial de los árboles y en qué momento del año este crecimiento se muestra más sensible (Tessier et al., 1994). De esta manera, se puede establecer una función de respuesta del crecimiento radial del árbol al clima (Fritts, 1976). Esta estrecha relación del crecimiento y las variables climáticas, junto con las ventajas que proporcionan las series de anillos de crecimiento por su extensión en el tiempo, por su resolución anual y por su amplia distribución espacial, han facilitado la utilización de esta relación clima-crecimiento para la realización de reconstrucciones climáticas (p. ej., Villalba, 1990; Lara & Villalba, 1993; Villalba et al., 1998; Roig et al., 2001; Esper et al., 2002; Le Quesne et al., 2006; Mundo et al., 2012b; Morales et al., 2012).

Las respuestas de los árboles al clima deben ser entendidas según la ley o principio de los factores limitantes. Esta ley establece que un proceso biológico, como el crecimiento, está regulado por el factor más limitante, y que el grado y duración de sus efectos puede variar

a lo largo del tiempo (Fritts, 1976). En este sentido, una serie de anillos de crecimiento contendrá determinada señal climática sólo si ese factor climático ha limitado directa o indirectamente los procesos fisiológicos del árbol que determinan el crecimiento radial. Dichos árboles podrán mencionarse entonces como “climáticamente sensibles” a esa variable (Hughes et al., 1982). Las variables climáticas y ambientales que han sido más ampliamente mencionadas como limitantes del crecimiento de los árboles y desarrollo de los bosques en general, son la precipitación, la temperatura, la radiación, la humedad del suelo, la concentración de CO₂, entre otras (Fritts, 1976).

Históricamente, los estudios ecológicos se han centrado principalmente en los efectos de los componentes climáticos medidos localmente, pero recientemente ha surgido el interés por conocer los efectos de las fluctuaciones climáticas a gran escala (Stenseth et al., 2003). Los patrones climáticos a gran escala proporcionan un marco conceptual y una comprensión más amplia de los cambios observados en el entorno físico local. Por otro lado, la utilización de índices climáticos que representan estos patrones del clima regional y global, reducen la compleja variabilidad del espacio y el tiempo en medidas más simples (Stenseth et al., 2003), facilitando su aplicación ecológica. En este sentido, uno de los índices más comúnmente relacionados con cambios ecológicos es el índice El Niño. Este índice se refiere al fenómeno climático El Niño-Oscilación del Sur o ENSO (por sus siglas en inglés, El Niño-Southern Oscillation). El ENSO es el ciclo climático más grande en escalas de tiempo decenales y decadales y tiene un profundo efecto no solo en el clima y las condiciones oceánicas en el Pacífico tropical, donde tiene sus orígenes, sino también en regiones muy alejadas (Turner, 2004). Durante un año El Niño, la temperatura superficial del mar Pacífico aumenta considerablemente produciendo mayor evaporación en las zonas oceánicas. Estas condiciones más cálidas y húmedas producen fuertes precipitaciones invernales a lo largo de las costas del Pacífico sudamericano, especialmente entre Ecuador, Perú y el centro de Chile. Por otro lado, en el sector norte de Patagonia, este fenómeno podría inducir aumentos de la temperatura del aire (Aceituno, 1988), produciendo condiciones más cálidas y secas. Otro índice frecuentemente relacionado con cambios ecológicos es el índice Modo Anular del Sur o SAM (por sus siglas en inglés, Southern Annular Mode). El índice SAM se basa en la diferencia de presión entre las latitudes de 40°S y 65°S, es decir que mide los cambios en la masa atmosférica entre las latitudes medias y altas del Hemisferio Sur (Marshall, 2003). Este fenómeno contribuye de manera significativa a la variabilidad climática del Hemisferio Sur, aportando tanto a la

variabilidad de alta frecuencia (Baldwin, 2001) como a la de baja frecuencia (Kidson, 1999). Los valores positivos del índice SAM se corresponden con valores superiores a la media de los vientos predominantes del oeste o “westerlies” en las latitudes medias a altas (50°S-70°S), mientras que en las latitudes medias (30°S-50°S) produce una disminución de los mismos. Es decir, fases positivas del índice producen condiciones más cálidas y disminución de las precipitaciones en latitudes medias, mientras en latitudes medias a altas producen un aumento (Gillett et al., 2006). De esta manera, la región de Patagonia se encuentra fuertemente influenciada por los fenómenos El Niño y SAM, produciendo variaciones climáticas locales y regionales.

Por otro lado, el clima ha sido mencionado como el principal factor de influencia en el crecimiento de los árboles a lo largo de toda la región de Patagonia andina (Boninsegna et al., 2009), y numerosos estudios han informado respuestas diferenciales de las distintas especies forestales a diversas variables y fenómenos climáticos. Estudios de las relaciones del crecimiento con el clima han sido informados para *Austrocedrus chilensis* (Villalba & Veblen, 1996, 1997), *Araucaria araucana* (Mundo et al., 2012a; Hadad, 2013; Juaneda, 2017), *Nothofagus betuloides* (Jara, 2011), *Nothofagus dombeyi* (Suárez et al., 2015), *Nothofagus pumilio* (Villalba et al., 1997) y *Fitzroya cupressoides* (Urrutia-Jalabert et al., 2015), entre otros. En este sentido, la identificación de los principales factores climáticos que afectan y limitan el crecimiento de los árboles es relevante para determinar el potencial de las especies como proxies climáticos, como así también para conocer cómo pueden verse afectadas en su crecimiento y dinámica forestal frente a los cambios climáticos futuros.

3.1.2 Factores de influencia en la respuesta del crecimiento al clima

A pesar que el clima se reconoce como el principal factor de influencia en el crecimiento de los árboles y desarrollo de los bosques, las características particulares de los sitios y de los árboles pueden modificar la forma en que los árboles individuales responden a las variables climáticas a diferentes escalas espaciales y temporales (Galván et al., 2014a). Los estudios dendroclimáticos clásicos se han centrado en árboles con una respuesta similar al clima, y los muestreos en general han estado conducidos a la selección de los individuos de mayor tamaño, de los más longevos, de los dominantes y/o de los que presentaban mejores estados de sanidad. Luego, los crecimientos individuales de todos los árboles seleccionados eran promediados en una serie de crecimiento medio o cronología del sitio para todo el grupo en conjunto (Fritts, 1976). Sin embargo, las respuestas de los

árboles al clima pueden diferir notablemente entre los individuos dentro del mismo bosque. Factores como la edad (p. ej., [Carrer & Urbinati, 2004](#)), el sexo (p. ej., [Rovere et al., 2003](#)), la competencia inter e intraespecífica (p. ej., [Sánchez-Salguero et al., 2015](#)), la topografía (p. ej., [Bunn et al., 2011](#)) y la altitud (p. ej., [Savva et al., 2006](#)), entre otros, han sido mencionados como causantes de respuestas diferenciales del crecimiento radial de los árboles al clima.

Los primeros estudios dendroclimáticos fueron llevados a cabo bajo el supuesto que, una vez eliminadas las tendencias de crecimiento biológico o las causadas por posibles disturbios, la relación entre el crecimiento y el clima era independiente de la edad del árbol ([Fritts, 1976](#)). Estudios fisiológicos han demostrado que los procesos asociados al crecimiento de los árboles experimentan cambios a lo largo de la vida del mismo (p. ej., [Rossi et al., 2008](#)), lo que sugiere que las señales climáticas relacionadas con el crecimiento probablemente también dependan de la edad ([Carrer & Urbinati, 2004](#)). En este sentido, numerosos estudios recientes han informado respuestas diferenciales de los árboles al clima en función de la edad de los individuos para diversas especies forestales y distintas regiones (p. ej., [Szeicz & MacDonald, 1993](#); [Carrer & Urbinati, 2004](#); [Esper et al., 2008](#); [Yu et al., 2008](#); [Rozas et al., 2009](#); [Vieira et al., 2009](#); [Wu et al., 2013](#); [Navarro-Cerrillo et al., 2014](#); [Hadad et al., 2015](#); [Fayyaz et al., 2017](#)).

Por otro lado, las especies dioicas pueden presentar diferentes costos de reproducción en función de los sexos. Generalmente, se ha informado que los esfuerzos reproductivos de las plantas femeninas son mayores que los esfuerzos de los individuos masculinos ([Obeso, 2002](#)). Sin embargo, en muchos casos no se encontraron diferencias en el costo reproductivo entre los sexos ([Massei et al., 2006](#)), e incluso se han observado mayores costos reproductivos en los individuos masculinos comparado con los femeninos ([Delph et al., 2005](#)). Estos diferentes patrones de asignación de recursos podrían inducir también una diferencial sensibilidad del crecimiento de los árboles al clima en función del sexo. A pesar de esto, son pocos los trabajos destinados a identificar los patrones de respuesta de los árboles al clima según el sexo y los resultados han sido diversos (p. ej., [Nuñez et al., 2008](#); [Rozas et al., 2009](#); [Iszkuło & Boratynski, 2011](#); [Cattaneo et al., 2013](#); [Hadad & Roig, 2016](#)).

Por otro parte, en áreas montañosas, las condiciones de crecimiento de los árboles difieren con la altitud, y como resultado, las relaciones clima-crecimiento también pueden variar a lo largo de gradientes altitudinales ([Wang et al., 2005](#); [Savva et al., 2006](#)). La temperatura

del aire es uno de los principales factores que disminuye a medida que aumenta la elevación ($\sim 0,5^{\circ}$ - $0,65^{\circ}\text{C}$ por cada 100 m) (Jump et al., 2009), pero también se han observado variaciones en las precipitaciones junto con variaciones altitudinales (Petry et al., 2016). Varios estudios han informado que en sitios de altas altitudes, el crecimiento radial de los árboles se encuentra principalmente limitado por la temperatura, mientras que en sitios de menor elevación el crecimiento está mayormente influenciado por la precipitación (p. ej., Di Filippo et al., 2007; Srur et al., 2008; Huo et al., 2017). Sin embargo, otros trabajos no han encontrado diferencias significativas en los patrones de respuesta del crecimiento al clima entre sitios de alta y baja altitud, sugiriendo respuestas uniformes a lo largo del gradiente (p. ej., Esper et al. 2007; Gao et al. 2013; He et al. 2013; Shrestha et al., 2017).

Finalmente, dado el actual contexto de cambio climático y la amplia variedad de factores ontogenéticos y ambientales que pueden afectar las respuestas del crecimiento de los árboles a las variaciones climáticas, comprender cómo los árboles responden al clima no es solo un reto ecológico, sino también un desafío que aporta al conocimiento sobre el cambio global actual y futuro.

3.2 OBJETIVOS

3.2.1 Objetivo General

Analizar la intensidad de respuesta del crecimiento de *A. araucana* al clima en relación al sitio, la edad y sexo de los individuos de sitios mésicos del norte de Patagonia.

3.2.2 Objetivos específicos

- Identificar las variables climáticas que influyen sobre el crecimiento radial de árboles de *A. araucana* de distintas edades
- Identificar las variables climáticas que influyen sobre el crecimiento radial de árboles de *A. araucana* según el sexo de los individuos
- Identificar las variables climáticas que influyen sobre el crecimiento radial de árboles de *A. araucana* a nivel regional
- Identificar los forzantes climáticos a nivel hemisférico que influyen sobre el crecimiento radial de *A. araucana*

3.3 MATERIALES Y MÉTODOS

3.3.1 Datos meteorológicos

Para los análisis de las relaciones del crecimiento de *A. araucana* con el clima se consideraron las variables precipitación total mensual y temperatura media mensual. Se crearon dos registros climáticos regionales mensuales para cada variable. Para ello, se seleccionaron las series climáticas disponibles en la región que presentaron 30 o más años de registro. Luego se calculó el coeficiente de correlación de Pearson entre cada una de las series, y aquellas que presentaron un coeficiente de 0,60 o mayor con todas las series, fueron consideradas para la creación de la serie regional. En la Tabla 3.1 se detallan los datos correspondientes a las estaciones meteorológicas utilizadas.

Las series regionales se construyeron con el programa MET (<http://www.ldeo.columbia.edu/tree-ring-laboratory/resources/software>). Este programa reemplazó los datos faltantes de cada serie por el valor medio mensual de cada una. Luego se calcularon los desvíos normalizados como la diferencia entre el valor mensual y la media histórica del mes, dividido por el desvío estándar. Finalmente, los desvíos de cada serie fueron promediados entre sí para construir la serie regional. La normalización de los datos permitió que cada estación tenga el mismo peso en la serie regional construida, independientemente de las diferencias entre cada una. Finalmente, la serie regional de temperatura media mensual comprendió el período 1912-2008 con una extensión de 96 años, mientras que la serie regional de precipitación comprendió el período 1931-2010 y tuvo una extensión de 79 años.

Se comparó también el crecimiento de *A. araucana* con índices climáticos regionales. Se consideró el índice Modo Anular del Sur o SAM y El Niño 3.4. En el caso del SAM se utilizó el índice que se extiende desde 1957 hasta el presente (Marshall, 2003). Los datos fueron extraídos del explorador climático del Real Instituto Meteorológico Holandés (Koninklijk Nederlands Meteorologisch Instituut) (https://climexp.knmi.nl/data/ibas_sam.dat). El índice el Niño 3.4 se basa en datos de anomalías de la temperatura superficial del mar para la región 3.4 (5°N-5°S, 170°-120°W) (Trenberth & Stepaniak, 2001). Los datos se obtuvieron de la página web de la University Corporation for Atmospheric Research para el período 1871-2007 (http://www.cgd.ucar.edu/cas/catalog/climind/TNI_N34/index.html#Sec5).

Tabla 3.1. Datos de las estaciones meteorológicas utilizadas.

Estaciones	Código de estación	Latitud S	Longitud W	Elevación (msnm)	Período del registro (años de extensión)	Parámetro	Fuente
San Martín	SM	40,1667	71,3333	426	1936-1972 (37)	P	SMN
Rahue	RA	39,3699	70,9331	845	1975-2010 (36)	P	AIC
Estancia Mamuil Malal	EM	39,6500	71,2333	990	1935-1976 (42)	P	HIDRONOR
Lago Traful	LT	40,7000	71,2333	474	1936-1976 (41)	P	SMN
Lago Aluminé	LA	38,9667	71,0500	533	1933-1969 (37)	P	SMN
Flor del Lago	FL	39,2000	72,1000	300	1931-1960 (30)	P	KNMI
Estancia Colluncó	EC	39,9647	71,1990	873	1933-2010 (78)	P	AIC
Estancia Casa de Lata	CL	39,8469	71,1778	848	1933-2010 (78)	P	AIC
Campo Grande	CG	39,5000	70,6300	960	1948-1998 (51)	P	AIC
Allipen Chiduco	AC	39,0000	72,4000	220	1931-1960 (30)	P	KNMI
Bariloche	BA	41,1500	71,1667	700	1956-2009 (54)	T	SMN
Buta Ranquil	BR	37,0800	69,7500	850	1966-2005 (40)	T	SRH
Chos Malal	CH	37,3800	70,2700	900	1976-2005 (30)	T	SRH
Colluncó	CM	40,1000	71,2000	875	1912-1989 (78)	T	AIC
Paso de los Indios	PI	38,5300	69,4100	498	1963-2005 (43)	T	SRH

P: precipitación total, T: temperatura media, SMN: Servicio Meteorológico Nacional, AIC: Autoridad Interjurisdiccional de las Cuencas de los ríos Limay, Neuquén y Negro, SRH: Subsecretaría de Recursos Hídricos de la Nación, HIDRONOR: Hidroeléctrica Norpatagónica S.A., KNMI: Koninklijk Nederlands Meteorologisch Instituut

3.3.2 Relación clima-crecimiento

Las cronologías correspondientes a cada uno de los grupos intrarregionales, como las desarrolladas en función del sexo y la edad en cada grupo, fueron comparadas con las variables climáticas e índices climáticos. En todos los casos se compararon las versiones residuales de las cronologías mediante funciones de correlación de Pearson utilizando la función “dcc” del paquete de R “treeclim” (Zang & Biondi, 2015). La significación y los intervalos de confianza de cada correlación fueron calculados mediante 1000 iteraciones sucesivas (“bootstrapping”) considerando un nivel de significancia de 0,05. Los análisis se realizaron para un período de 21 meses, que comprendió desde setiembre del año anterior al año de formación del anillo de crecimiento hasta abril del período de crecimiento actual.

Los coeficientes de correlación correspondientes a la temporada de crecimiento previa (TP), al invierno (IN) y a la temporada de crecimiento actual (TA) fueron comparados entre sexos, clases de edad y entre grupos mediante el análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis y las diferencias fueron analizadas mediante el test de Conover (1999).

Se analizó también la relación de las cronologías de los dos grupos y la regional con el clima a nivel hemisférico. Para ello se correlacionaron las cronologías con datos de la temperatura superficial del mar (SST por sus siglas en inglés, Sea Surface Temperature) de la región 3.4 durante el período 1948-2012. Los patrones de correlación espacial fueron realizados con los datos disponibles en la página web de la National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA) (http://www.esrl.noaa.gov/psd/data/20thC_Rean/timeseries/monthly/SAM/index.html y <http://www.esrl.noaa.gov/psd/data/correlation/>).

3.4 RESULTADOS

3.4.1 Respuesta del crecimiento al clima según el sexo

En la Tabla 3.2 se muestran los estadísticos asociados a los datos de incremento radial anual (IRA) de cada clase de sexo de los grupos Alto, Bajo y Regional y el número de series consideradas en cada caso. Se observó que la sensibilidad media (SM) fue en todos los casos mayor en los individuos indiferenciados, mientras que el incremento anual medio (IAM) y el desvío estándar (DE) fue siempre menor en estos individuos. En general se observaron buenos coeficientes de correlación entre las series de cada clase de sexo de cada grupo.

Tabla 3.2. Estadísticos descriptivos de los datos del incremento radial anual de cada clase de sexo del grupo Regional, grupo Alto y grupo Bajo de *Araucaria araucana*.

Cronología	Período	Datos de medición				
		IAM (mm)	DE	ICS	SM	N° de series
Regional F	1277-2013	0,870	0,476	0,513	0,190	127
Regional M	1271-2013	0,945	0,495	0,515	0,193	133
Regional I	1572-2014	0,545	0,276	0,506	0,203	321
Grupo Alto F	1305-2013	0,753	0,399	0,524	0,199	67
Grupo Alto M	1459-2013	0,743	0,442	0,534	0,204	67
Grupo Alto I	1572-2012	0,468	0,203	0,530	0,213	110
Grupo Bajo F	1277-2013	1,000	0,561	0,539	0,178	60
Grupo Bajo M	1271-2013	1,151	0,549	0,539	0,179	66
Grupo Bajo I	1694-2014	0,585	0,313	0,523	0,195	211

F: femeninos; M: masculinos; I: indiferenciados; IAM: Incremento Anual Medio; DE: Desvío Estándar; ICS: Intercorrelación de las series; SM: Sensibilidad Media

Las respuestas del crecimiento a las variables climáticas según el sexo de los individuos en los distintos grupos, presentaron diferente intensidad. La correlación del crecimiento con la temperatura media indicó que el crecimiento de *A. araucana* se encontró en todos los casos negativa y significativamente influenciado por las temperaturas de los meses de verano del período de crecimiento previo (enero a abril). Los grupos Alto y Bajo presentaron correlaciones negativas y significativas en el mes de junio, mientras que el grupo Alto también mostró esta relación en el mes de julio. Las temperaturas de los meses del inicio del período de crecimiento (setiembre y octubre) mostraron una influencia negativa y significativa en el grupo Bajo y a nivel regional. Por otro lado, el mes de enero del período de crecimiento actual presentó una correlación positiva y significativa en todos los casos (Fig. 3.1). Particularmente, los individuos indiferenciados del grupo Alto presentaron mayores coeficientes de correlación en los meses de marzo y abril del período previo de crecimiento que los femeninos y masculinos, mientras que fueron los únicos que mostraron una influencia negativa y significativa de la temperatura de los meses de noviembre y febrero del período corriente. Los árboles masculinos y femeninos mostraron ser más sensibles a la temperatura de invierno (junio y julio) que los indiferenciados. Por otro lado, en el grupo Bajo, los individuos indiferenciados mostraron en general menores coeficientes de correlación que los masculinos y femeninos, salvo en los meses de inicio del crecimiento (setiembre, octubre y diciembre). Los árboles masculinos fueron más sensibles a la temperatura de los meses de enero y marzo de la estación de crecimiento actual. A nivel regional, la intensidad de la señal varió entre las clases de sexo en los meses del verano previo, pero para los árboles indiferenciados la correlación fue menor en el mes de junio y mayor en los meses de inicio del crecimiento (setiembre, octubre y diciembre), cuando ocurre el activo crecimiento vegetal.

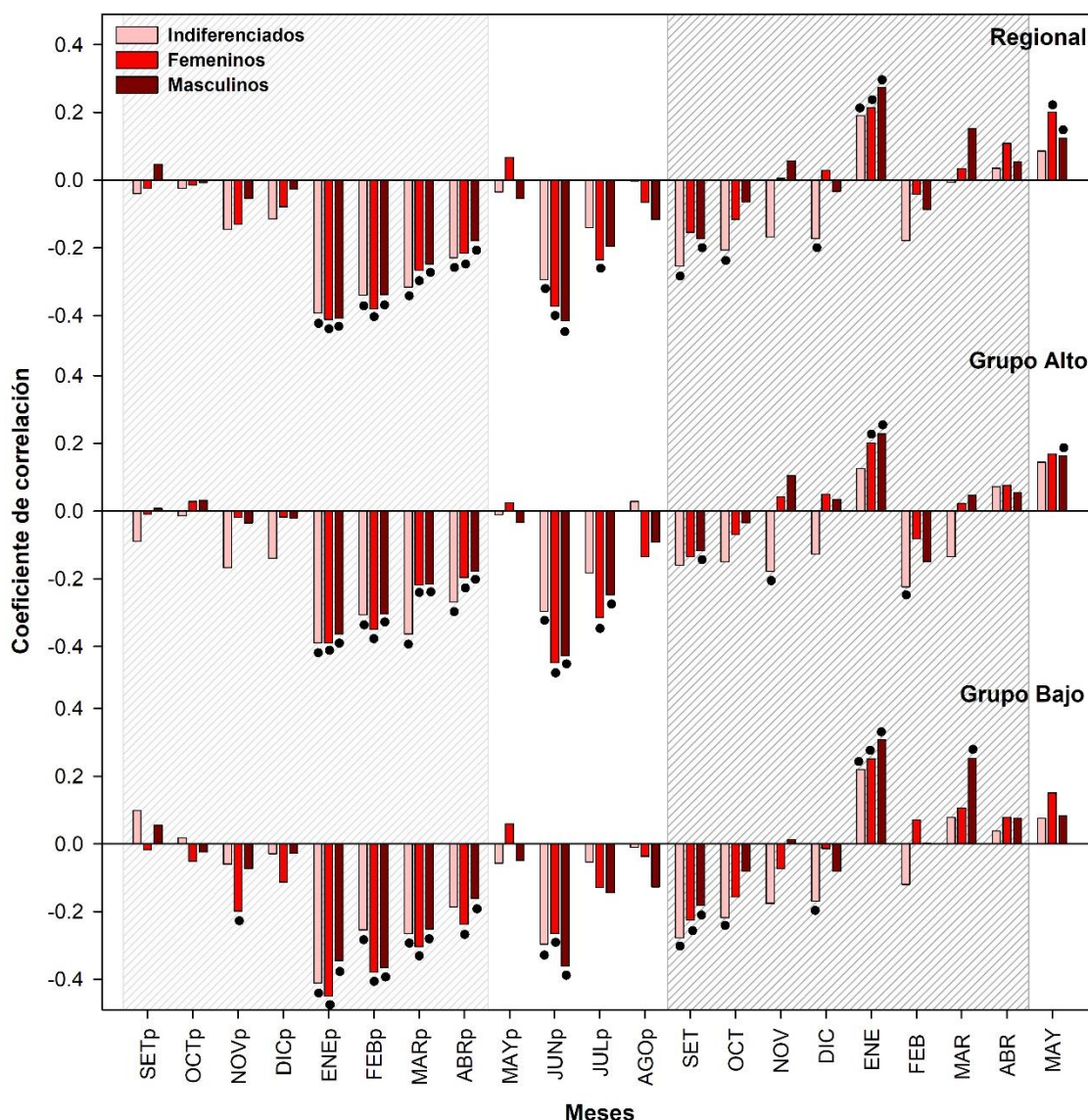


Figura 3.1. Coeficientes de correlación entre la temperatura media mensual regional y las cronologías residuales de *Araucaria araucana* según el sexo de los individuos de los grupos Alto, Bajo y Regional, para el período 1912-2008. Las áreas de rayas corresponden a la estación previa (rayas gris claro) y corriente (rayas gris oscuro) de crecimiento. Los puntos indican correlaciones estadísticamente significativas.

Por otro lado, las correlaciones del crecimiento con la precipitación también mostraron resultados variables en función de los sexos, aunque en general los árboles de *A. araucana* mostraron menor intensidad de respuesta a esta variable climática que a la temperatura (Fig. 3.2). En el grupo Alto, los indiferenciados solo mostraron correlaciones significativas en los meses de marzo del período previo y setiembre del período actual de crecimiento, siendo la relación en el primer caso negativa y en el segundo positiva. Los árboles femeninos sólo mostraron una relación positiva y significativa en el mes de enero del

período de crecimiento anterior. Los masculinos mostraron ser más sensibles a la precipitación durante los 21 meses de comparación, mostrando relaciones significativas y negativas en los meses de noviembre y marzo previos y noviembre actual, y positivas en los meses de enero previo y setiembre y febrero del período actual. Por otro lado, el grupo Bajo en general mostró mayor respuesta del crecimiento a la precipitación que el grupo Alto, ya que presentó mayores coeficientes de correlación, principalmente en el mes de setiembre del período corriente de crecimiento y en enero del período anterior. En este grupo, la precipitación de enero del período previo y la de agosto, influenciaron positiva y negativamente el crecimiento de los árboles femeninos, respectivamente. Los masculinos mostraron mayor respuesta a la precipitación del mes de setiembre y mayo del período corriente de crecimiento. A nivel regional la respuesta fue similar a la observada en los grupos intrarregionales, pero solo en los meses de enero previo, agosto y setiembre del período actual se observaron correlaciones significativas.

Las correlaciones del crecimiento con el índice El Niño 3.4 mostraron patrones de respuesta más definidos en función del sexo. En el grupo Alto, los árboles femeninos y masculinos mostraron similares relaciones negativas y significativas desde febrero del período previo de crecimiento a marzo del período actual, siendo esta relación mayor durante los meses del período de activo crecimiento vegetal. Por el contrario, el crecimiento de los individuos indiferenciados no se encontró significativamente influenciado por el fenómeno El Niño, salvo durante los meses de noviembre a marzo de la temporada previa de crecimiento. Por otro lado, en el grupo Bajo, los más negativamente afectados fueron los individuos indiferenciados y femeninos durante los meses de diciembre a abril del período de crecimiento previo, mientras que los masculinos no mostraron correlaciones significativas a lo largo del período de comparación. A nivel regional, los indiferenciados y femeninos fueron más sensibles durante el período de crecimiento previo, mientras que los masculinos lo fueron durante el período de crecimiento actual (Fig. 3.3).

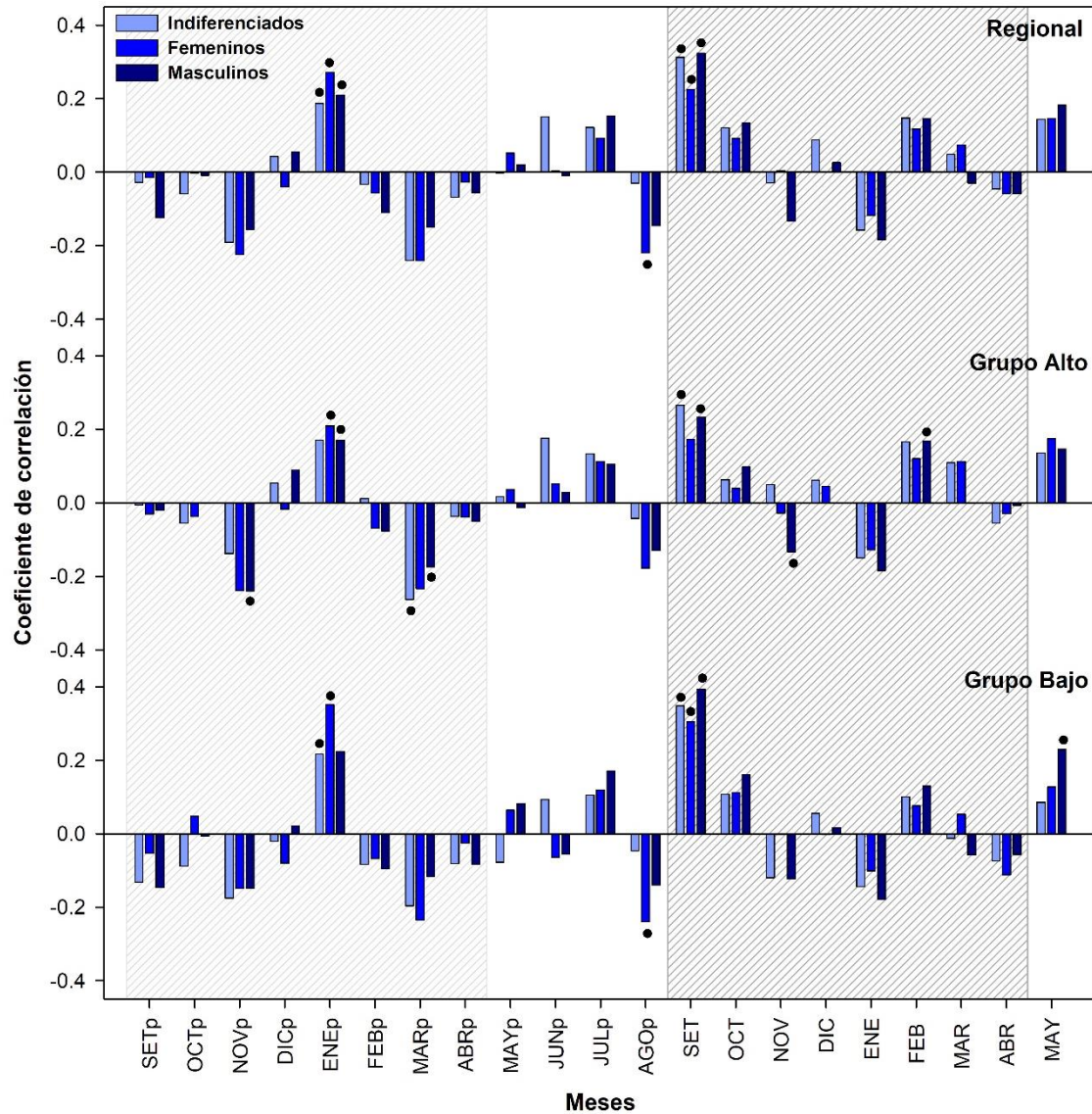


Figura 3.2. Coeficientes de correlación entre la precipitación total mensual regional y las cronologías residuales de *Araucaria araucana* según el sexo de los individuos de los grupos Alto, Bajo y Regional, para el período 1931-2010. Las áreas de rayas corresponden a la estación previa (rayas gris claro) y corriente (rayas gris oscuro) de crecimiento. Los puntos indican correlaciones estadísticamente significativas.

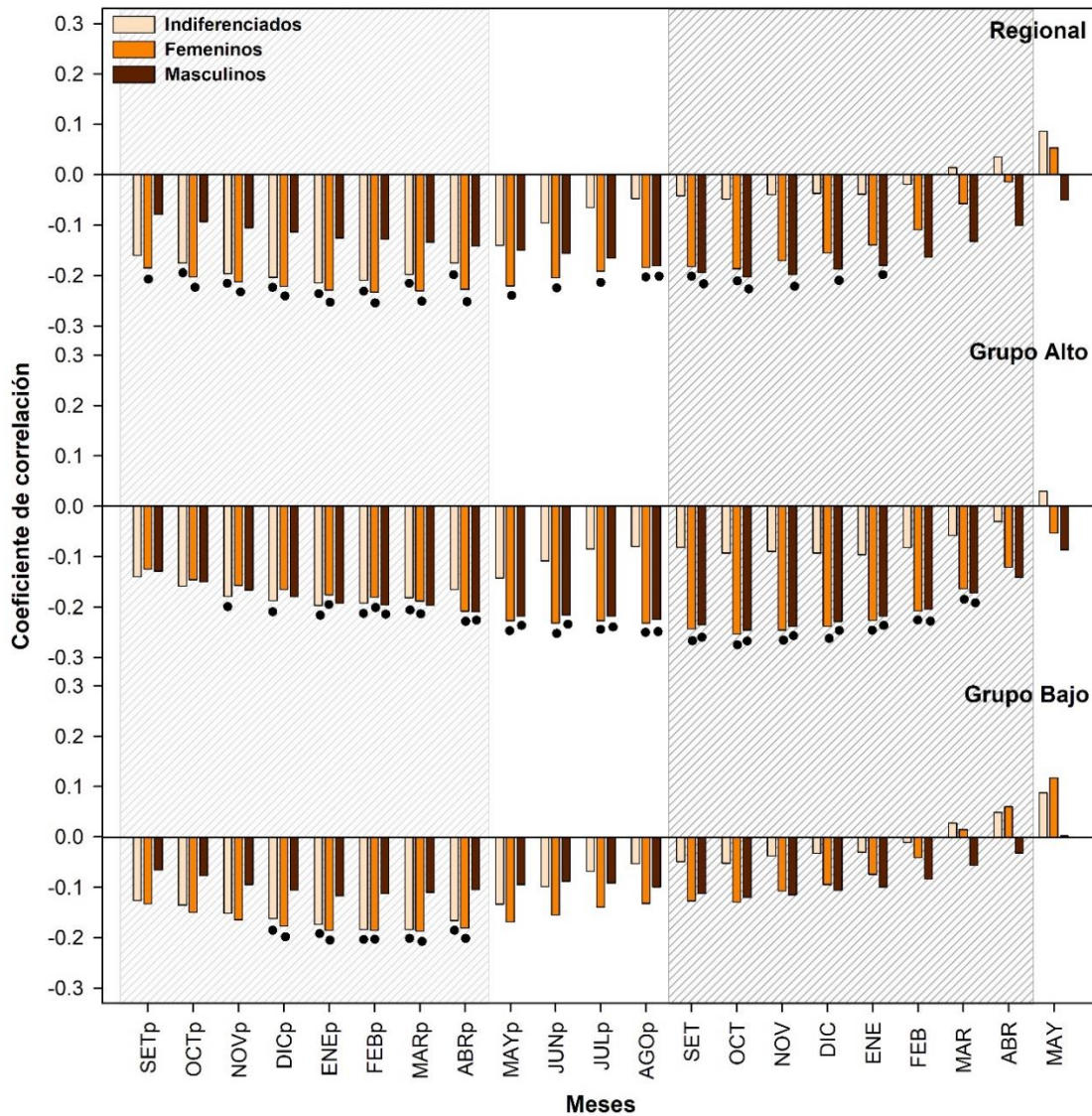


Figura 3.3. Coeficientes de correlación entre el índice El Niño 3.4 y las cronologías residuales de *Araucaria araucana* según el sexo de los individuos de los grupos Alto, Bajo y Regional, para el período 1871-2007. Las áreas de rayas corresponden a la estación previa (rayas gris claro) y corriente (rayas gris oscuro) de crecimiento. Los puntos indican correlaciones estadísticamente significativas.

La comparación del crecimiento con el índice SAM mostró en general correlaciones negativas en el mes de agosto y durante los meses de verano (enero a marzo) del período corriente de crecimiento, aunque los valores de los coeficientes y su significancia variaron entre los grupos y las clases de sexo (Fig. 3.4). En el grupo Alto, se observó que el crecimiento de los árboles femeninos y masculinos se relacionó negativa y significativamente con el índice SAM en el mes de enero previo, en el mes de agosto y en enero del período corriente de crecimiento, mientras que los indiferenciados solo

mostraron ser sensibles en los meses de agosto y marzo del período actual. En el grupo Bajo, los individuos femeninos solo mostraron una relación significativa y negativa en el mes de setiembre del período previo, mientras que los masculinos e indiferenciados lo hicieron en los meses de agosto y enero del período actual, presentando los indiferenciados mayor intensidad de respuesta. A nivel regional, se evidenció una respuesta similar a la de los grupos, con correlaciones negativas y significativas en los meses de setiembre previo, agosto, enero y marzo del período actual, variando la intensidad de respuesta entre las distintas clases de sexo.

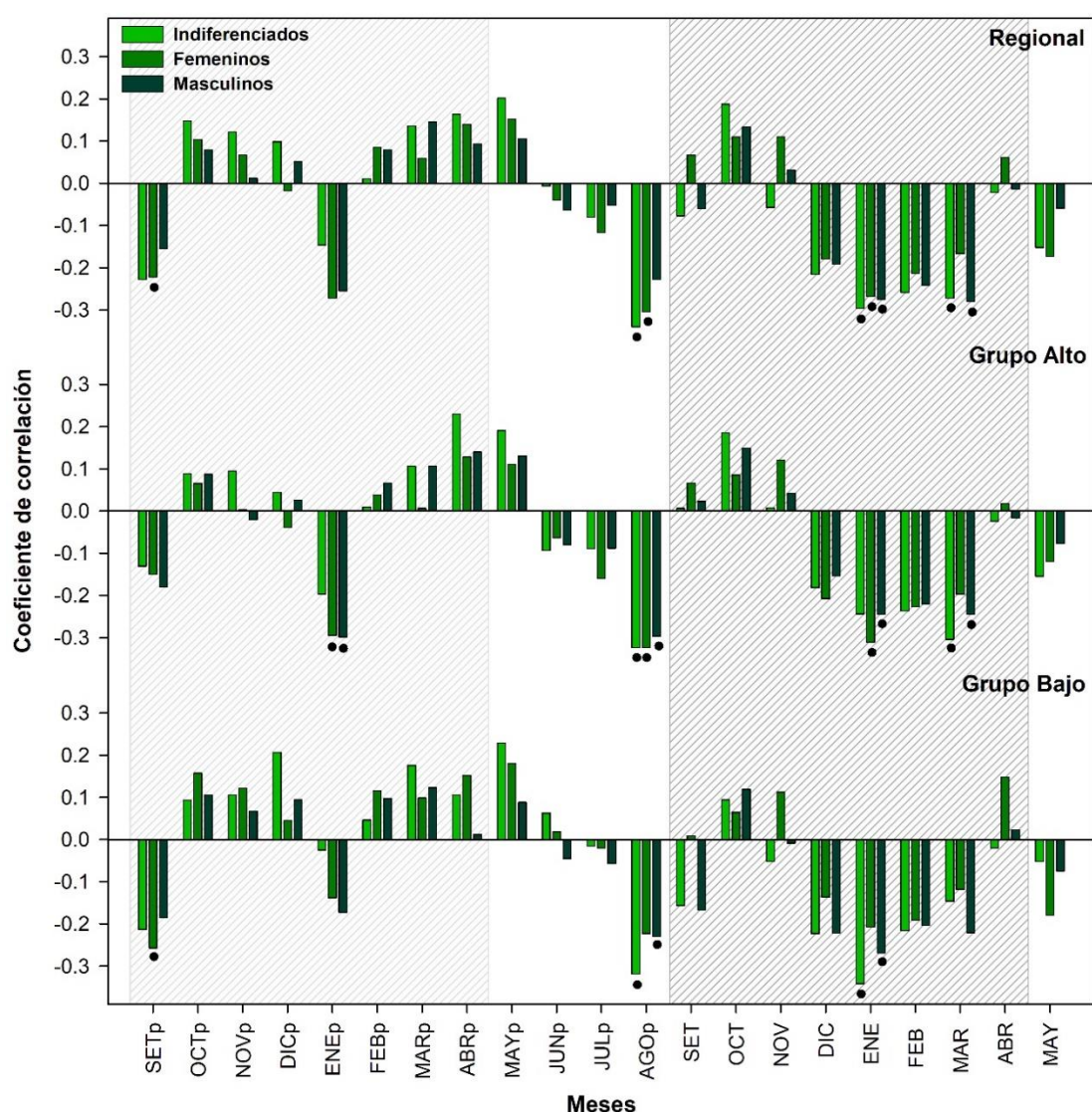


Figura 3.4. Coeficientes de correlación entre el índice SAM y las cronologías residuales de *Araucaria araucana* según el sexo de los individuos de los grupos Alto, Bajo y Regional, para el período 1957-2012. Las áreas de rayas corresponden a la estación previa (rayas gris claro) y corriente (rayas gris oscuro) de crecimiento. Los puntos indican correlaciones estadísticamente significativas.

La Figura 3.5 muestra la comparación entre los coeficientes de correlación en los distintos períodos analizados entre las clases de sexo para cada variable climática. Se observó que los individuos indiferenciados mostraron respuestas significativamente diferentes a los femeninos y masculinos cuando se los comparó con la temperatura del período de crecimiento actual. Los masculinos presentaron mayor intensidad de respuesta a la temperatura durante los meses de invierno, mientras que los femeninos e indiferenciados fueron más sensibles durante el período de crecimiento previo, aunque en ningún caso se alcanzó el nivel de significancia en la comparación. Lo mismo se observó en la precipitación, donde los indiferenciados muestran una tendencia a ser más sensibles a la precipitación en los tres períodos considerados. Las respuestas del crecimiento al índice SAM indicaron una tendencia de los indiferenciados y masculinos a ser más sensibles durante el período de crecimiento corriente, aunque las diferencias no fueron significativas. Por otro lado, los árboles femeninos e indiferenciados mostraron ser significativamente más sensibles al índice El Niño 3.4 durante la estación de crecimiento previa, mientras que los femeninos y masculinos lo fueron durante el invierno y la temporada de crecimiento actual.

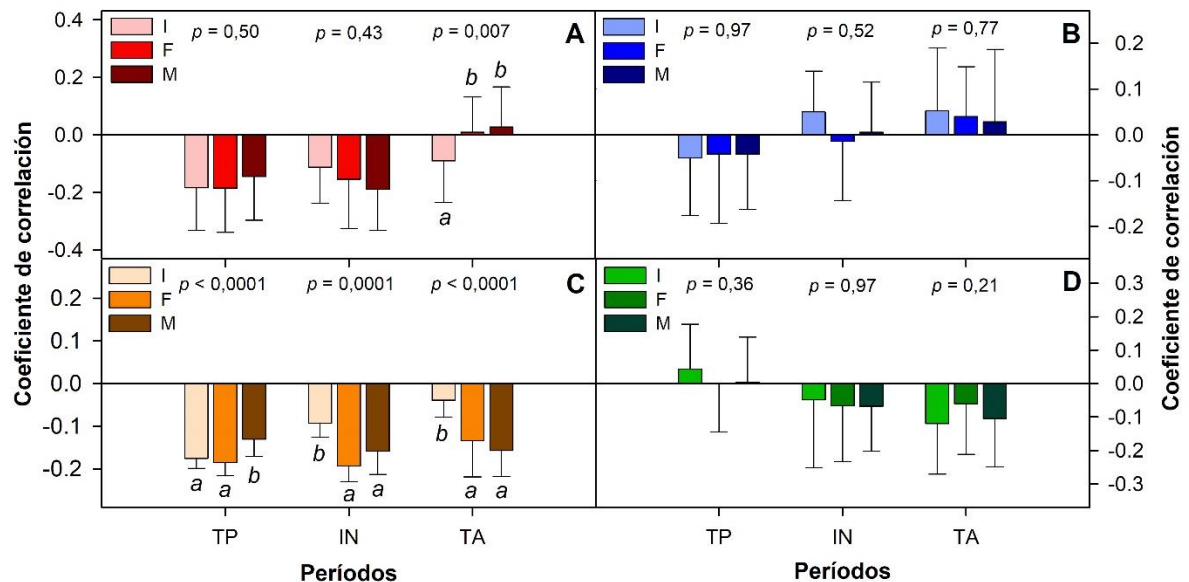


Figura 3.5. Medias de los coeficientes de correlación entre las cronologías residuales de los individuos indiferenciados (I), femeninos (F) y masculinos (M) de *Araucaria araucana* y A) la temperatura media, B) la precipitación total, C) el índice Niño 3.4 y D) el índice SAM, para la temporada previa de crecimiento (TP), para los meses de invierno (IN) y para la temporada de crecimiento actual (TA). Las barras indican los Desvíos Estándar. Letras distintas indican diferencias significativas.

3.4.2 Respuesta del crecimiento al clima según clases de edad

Cuando se analizaron los datos de medición de las cronologías según la clase de edad de cada grupo se observó que los árboles jóvenes presentaron menores incrementos anuales medios (IAM) y desvíos estándar (DE) que los adultos y maduros, salvo en el grupo Alto donde los adultos presentaron menores valores (Tabla 3.3). La sensibilidad media (SM) fue menor en los jóvenes de los grupos Regional y Alto y en los adultos del grupo Bajo, mientras que los mayores valores se observaron en los maduros de los grupos Regional y Bajo y en los adultos del grupo Alto. Todas las cronologías presentaron buenos valores de intercorrelación de las series (ICS).

Tabla 3.3. Estadísticos descriptivos de los datos del incremento radial anual de cada clase de edad del grupo Regional, grupo Alto y grupo Bajo de *Araucaria araucana*.

Cronología	Período	Datos de medición				
		IAM (mm)	DE	ICS	SM	N° de series
Regional J	1862-2013	0,674	0,304	0,491	0,185	163
Regional A	1716-2014	0,718	0,358	0,515	0,191	210
Regional Md	1271-2013	0,754	0,489	0,504	0,202	97
Grupo Alto J	1872-2012	0,642	0,225	0,529	0,187	33
Grupo Alto A	1716-2013	0,500	0,216	0,545	0,208	77
Grupo Alto Md	1487-2012	0,829	0,552	0,535	0,199	44
Grupo Bajo J	1862-2013	0,680	0,324	0,503	0,185	130
Grupo Bajo A	1716-2014	0,844	0,439	0,527	0,181	133
Grupo Bajo Md	1271-2013	0,691	0,437	0,504	0,202	97

J: jóvenes; A: adultos; Md: maduros; IAM: Incremento Anual Medio; DE: Desvío Estándar; ICS: Intercorrelación de las series; SM: Sensibilidad Media

La Figura 3.6 muestra las correlaciones del crecimiento radial de *A. araucana* con la temperatura mensual según las distintas clases de edad. Se observó, en general, el mismo patrón de respuesta a la temperatura que en la Figura 3.1, pero las intensidades de respuesta variaron en función de las distintas clases de edad. Los árboles adultos y maduros del grupo Alto mostraron mayor sensibilidad a la temperatura de los meses de verano previo (enero y febrero) y durante el invierno (junio y julio), mientras que durante la temporada de crecimiento actual (octubre a diciembre y febrero) los árboles jóvenes mostraron mayores coeficientes negativos de correlación. Los maduros presentaron coeficientes significativos y negativos en los meses de setiembre y febrero del período actual de crecimiento, y positivos en los meses de enero y mayo. Los adultos no mostraron

respuestas significativas durante el período de activo crecimiento vegetal. En el grupo Bajo, se observó que los adultos y maduros presentaron mayor intensidad de respuesta durante el período previo de crecimiento y en el mes de junio, mientras que durante la temporada de crecimiento actual los jóvenes mostraron una mayor sensibilidad a la temperatura a lo largo de casi todo el período. Los adultos también mostraron coeficientes negativos y significativos durante los meses de inicio del crecimiento (setiembre y octubre) y positivo en el mes de enero. Regionalmente, también se observó una mayor respuesta de los adultos y maduros durante el período previo de crecimiento y durante los meses de invierno, y una mayor sensibilidad de los jóvenes a las temperaturas del período de crecimiento actual.

Por otro lado, la comparación del crecimiento con la precipitación según la edad de los árboles, evidenció respuestas similares a las observadas en la Fig. 3.2. En el grupo Alto, los árboles adultos no mostraron respuestas significativas salvo en el mes de marzo previo, donde la relación fue negativa. Por el contrario, los maduros fueron los que presentaron mayor intensidad de respuesta a la precipitación, siendo esta respuesta negativa en los meses de noviembre previo y enero del período de crecimiento actual, y positiva en enero previo y setiembre actual. La precipitación de marzo del período previo de crecimiento afectó negativamente el crecimiento de los árboles jóvenes, mientras que la precipitación de setiembre de comienzos del período de crecimiento mostró una influencia positiva en el mismo. En el grupo Bajo las respuestas en función de la edad fueron más variables, pero en general se observó una mayor intensidad de respuesta de los árboles a la precipitación que en el grupo Alto. Los jóvenes presentaron relaciones significativas y positivas en los meses de enero previo y en setiembre y octubre del período actual, y relación negativa en el mes de noviembre previo. Por otro lado, los adultos se vieron negativamente influenciados por la precipitación del mes de noviembre previo y noviembre actual, mientras que mostraron relaciones positivas en los meses de enero previo, julio, setiembre y febrero del período corriente. Los maduros se relacionaron negativamente con la precipitación del mes de marzo previo, agosto y enero actual, y positivamente con la del mes de enero previo y setiembre del período actual. En este sentido, en el grupo Bajo los árboles adultos fueron los que más respuestas significativas a la precipitación presentaron, seguidos de los maduros y finalmente de los indiferenciados, mientras que en el grupo Alto los más sensibles fueron los maduros, seguidos de los indiferenciados y luego de los adultos. A nivel regional también se evidenció una respuesta variable a la precipitación en

función de las edades. En este sentido, en general no se observó un patrón claro de respuesta de los árboles de *A. araucana* a esta variable climática en función de las clases de edad (Fig. 3.7).

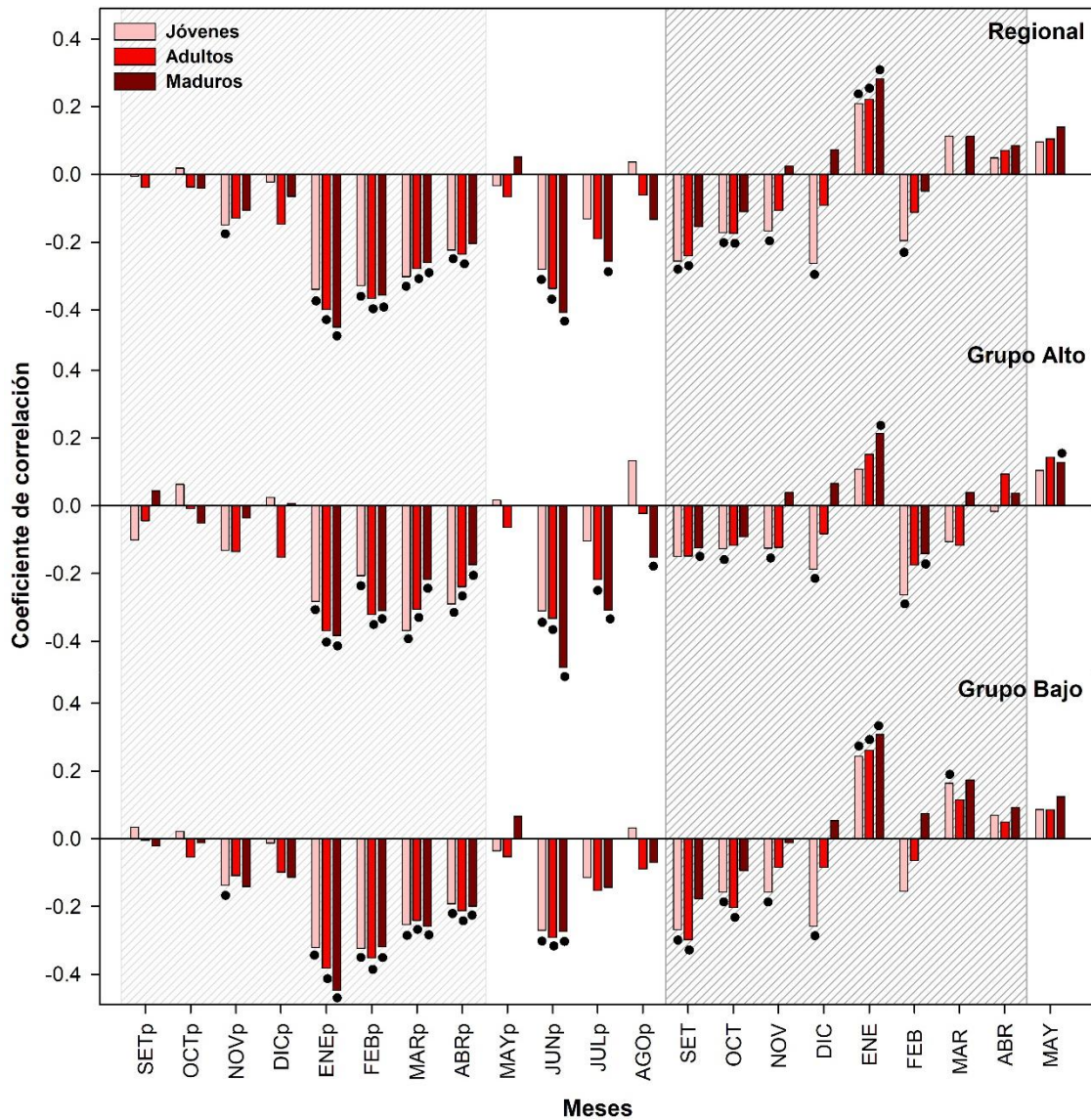


Figura 3.6. Coeficientes de correlación entre la temperatura media mensual regional y las cronologías residuales de *Araucaria araucana* según las clases de edad de los grupos Alto, Bajo y Regional, para el período 1912-2008. Las áreas de rayas corresponden a la estación previa (rayas gris claro) y corriente (rayas gris oscuro) de crecimiento. Los puntos indican correlaciones estadísticamente significativas.

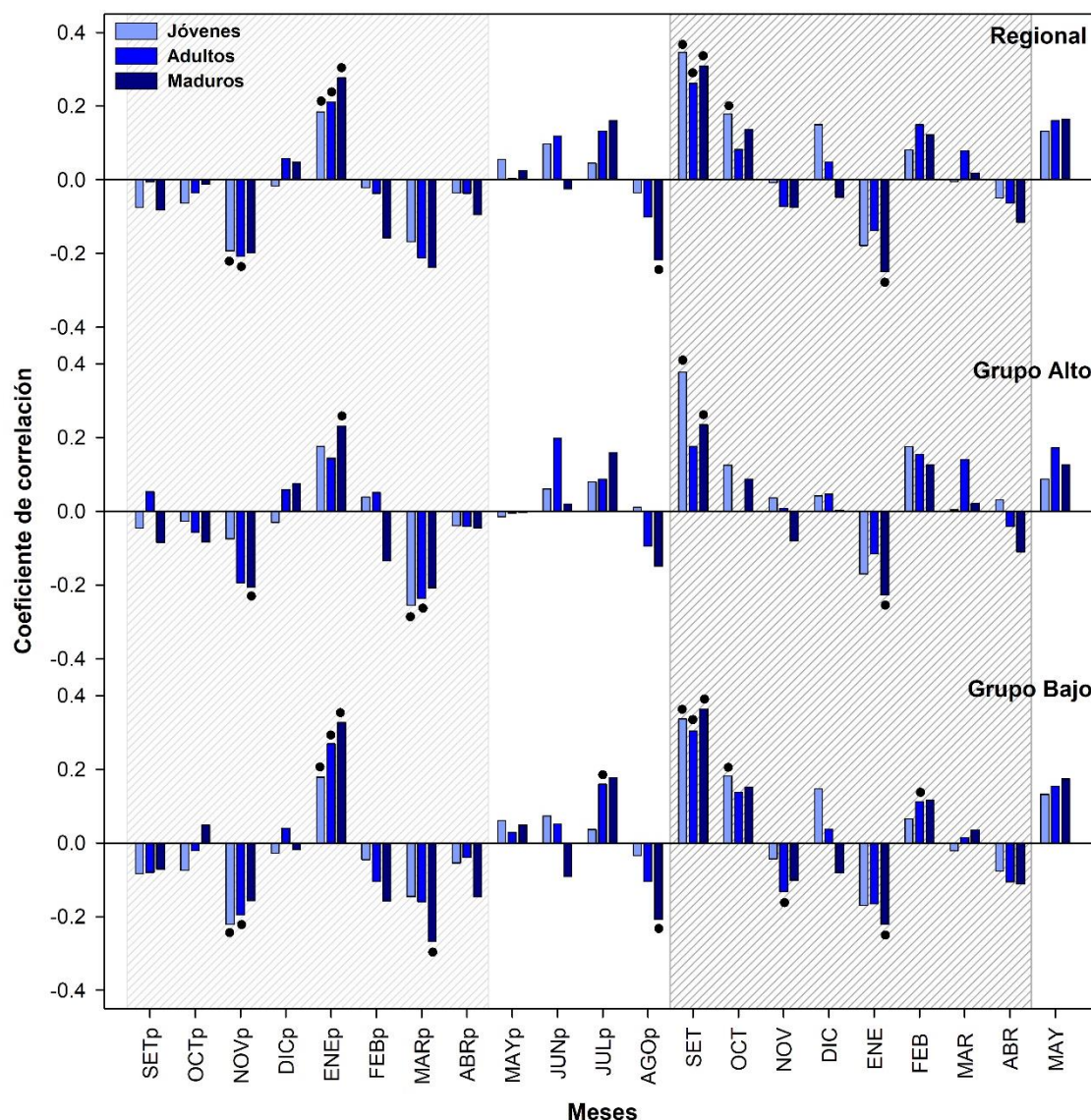


Figura 3.7. Coeficientes de correlación entre la precipitación total mensual regional y las cronologías residuales de *Araucaria araucana* según las clases de edad de los grupos Alto, Bajo y Regional, para el período 1931-2010. Las áreas de rayas corresponden a la estación previa (rayas gris claro) y corriente (rayas gris oscuro) de crecimiento. Los puntos indican correlaciones estadísticamente significativas.

Por otro lado, se comparó el crecimiento radial con el índice El Niño 3.4 y se observó que sólo los árboles adultos y maduros presentaron respuestas significativas a este índice, aunque la intensidad de la respuesta varió en función de los grupos y los meses de comparación (Fig. 3.8). En el grupo Alto, los adultos mostraron coeficientes negativos y significativos durante los meses de octubre a mayo de la temporada de crecimiento previo, mientras que los maduros lo hicieron durante el invierno y el verano actual (julio a enero). En el grupo Bajo, los adultos presentaron relaciones negativas y significativas en los

meses de noviembre a abril del período previo, mientras que los maduros respondieron negativamente solo en los meses de enero a abril. A nivel regional, los árboles adultos fueron los que mayor intensidad de respuesta presentaron, principalmente durante los meses del período de crecimiento previo, mientras que los maduros se vieron afectados negativamente su crecimiento en los meses de inicio del crecimiento (agosto, setiembre y octubre) del período actual.

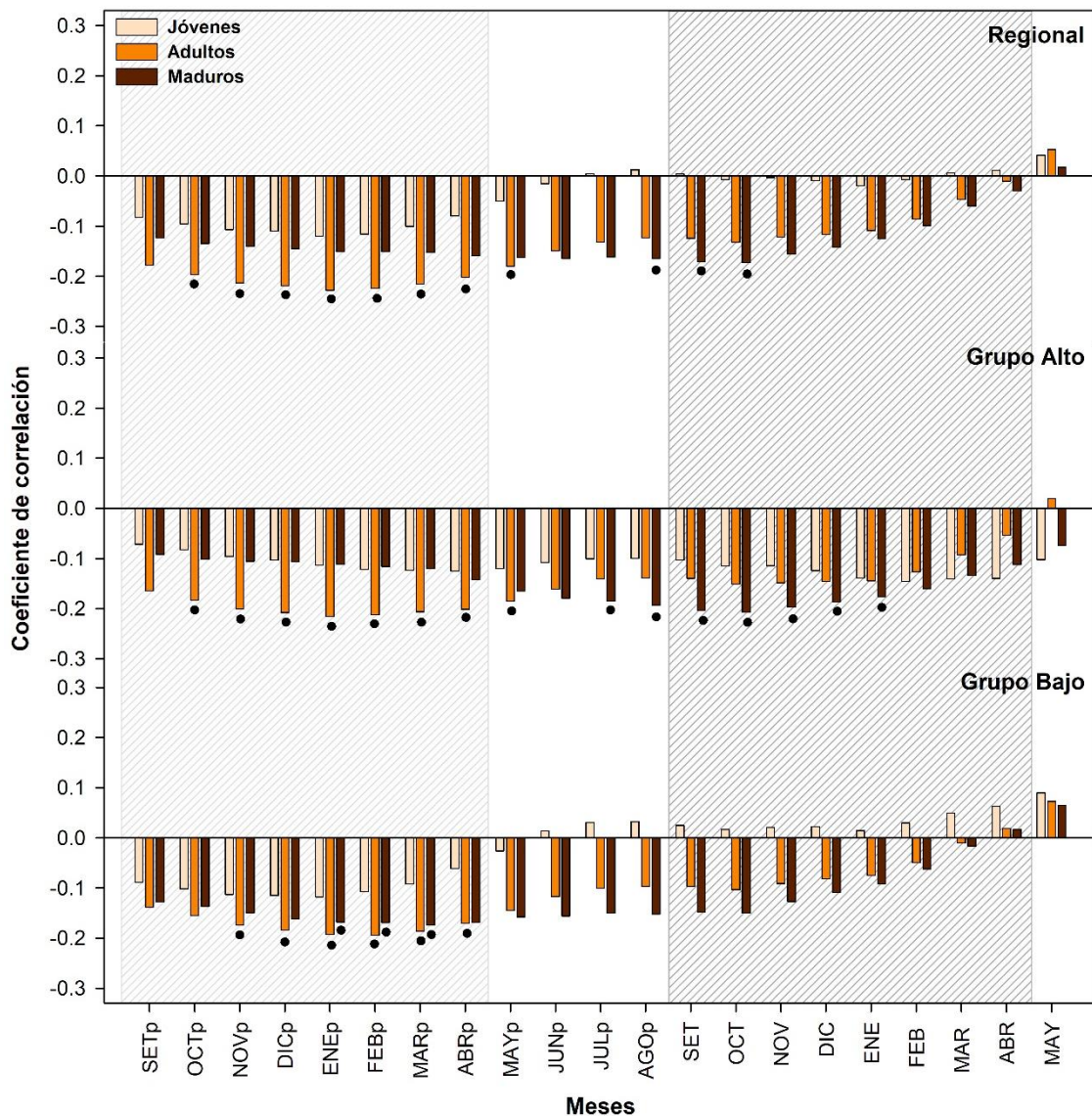


Figura 3.8. Coeficientes de correlación entre el índice El Niño 3.4 y las cronologías residuales de *Araucaria araucana* según las clases de edad de los grupos Alto, Bajo y Regional, para el período 1871-2007. Las áreas de rayas corresponden a la estación previa (rayas gris claro) y corriente (rayas gris oscuro) de crecimiento. Los puntos indican correlaciones estadísticamente significativas.

La Figura 3.9 muestra las correlaciones del crecimiento radial con el índice SAM según las clases de edad. Se observó que la respuesta fue variable dependiendo del grupo y de las edades. En el grupo Alto, se observaron correlaciones negativas y significativas de los jóvenes durante el verano del período de crecimiento actual (enero a marzo), de los adultos en marzo del período corriente, de los maduros en el mes de enero previo y en enero actual, y de las tres clases de edad en el mes de agosto. En el grupo Bajo, se observó que los adultos mostraron correlaciones negativas y significativas en el mes de setiembre previo y agosto, mientras que los maduros solo se vieron afectados negativamente en el mes de setiembre previo. Por otro lado, los jóvenes mostraron mayor intensidad de respuesta negativa durante el verano (enero y febrero) del período de crecimiento actual, y positiva en el mes de octubre previo. Regionalmente, los maduros presentaron coeficientes negativos y significativos en los meses de enero previo y enero actual, los adultos en agosto y marzo actual, y los jóvenes en agosto y en el verano actual (enero y febrero).

La comparación de los coeficientes de correlación indicó que los árboles jóvenes fueron significativamente más sensibles que los adultos y maduros a la temperatura del período de crecimiento corriente (Fig. 3.10). Los maduros mostraron una tendencia a ser más sensibles a la temperatura de invierno, mientras que los adultos mostraron esta tendencia durante el período de crecimiento previo. Las relaciones del crecimiento con la precipitación mostraron que los jóvenes responden con más intensidad a las precipitaciones de la temporada de crecimiento actual y los maduros a la temporada previa, aunque las diferencias no fueron significativas. Por otro lado, los árboles más sensibles al índice El Niño durante el período de crecimiento previo fueron los adultos, seguido de los maduros, mostrando diferencias significativas en la intensidad de respuesta entre ellos. Durante los meses de invierno, los adultos y maduros fueron significativamente más sensibles que los jóvenes, mientras que durante el período de crecimiento actual los maduros fueron los más afectados, seguidos de los adultos. En relación a las respuestas al índice SAM, se observó una tendencia de los jóvenes a ser más sensibles durante el período de crecimiento corriente, aunque las diferencias en las respuestas no fueron significativas.

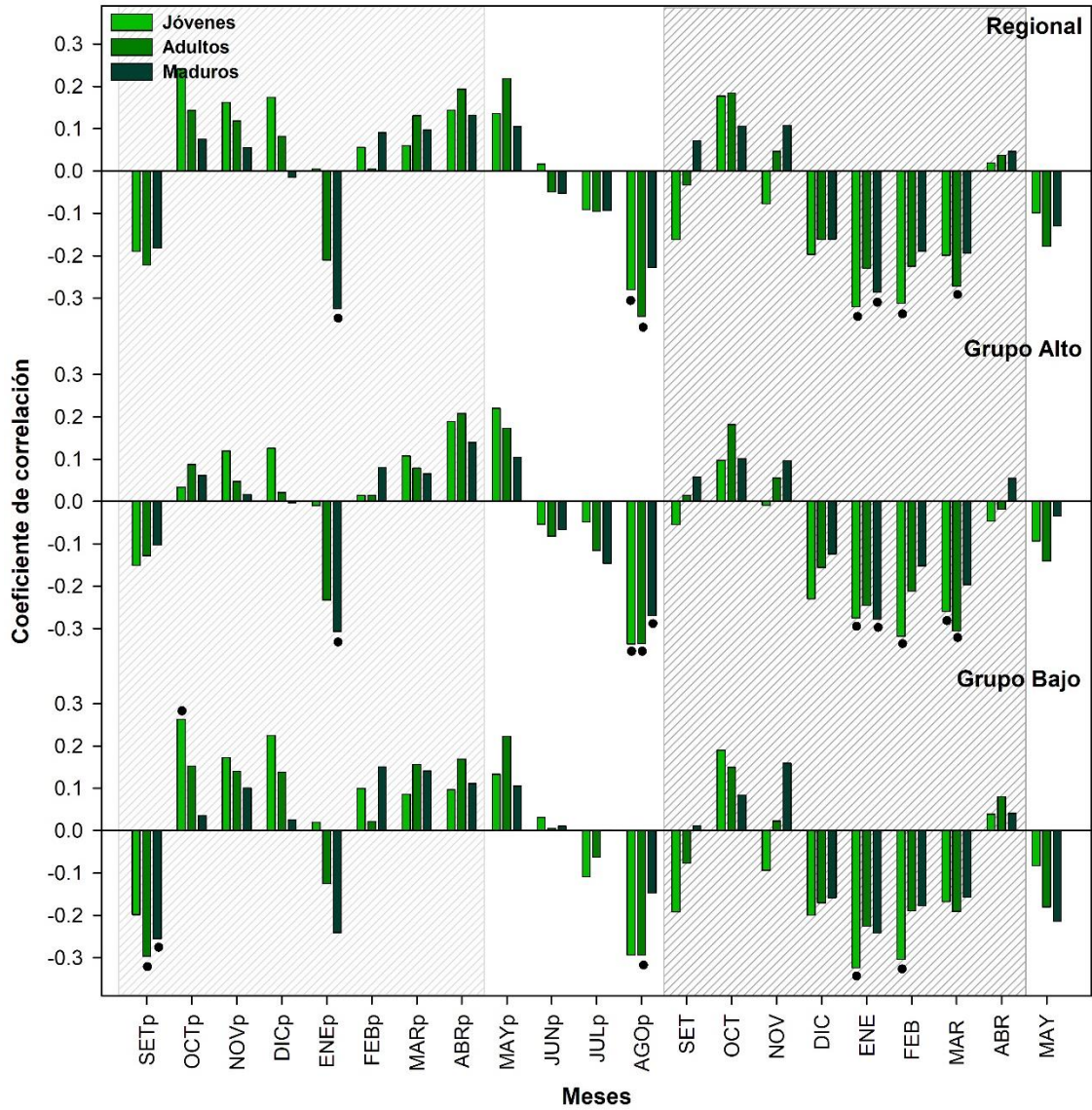


Figura 3.9. Coeficientes de correlación entre el índice SAM y las cronologías residuales de *Araucaria araucana* según las clases de edad de los grupos Alto, Bajo y Regional, para el período 1957-2012. Las áreas de rayas corresponden a la estación previa (rayas gris claro) y corriente (rayas gris oscuro) de crecimiento. Los puntos indican correlaciones estadísticamente significativas.

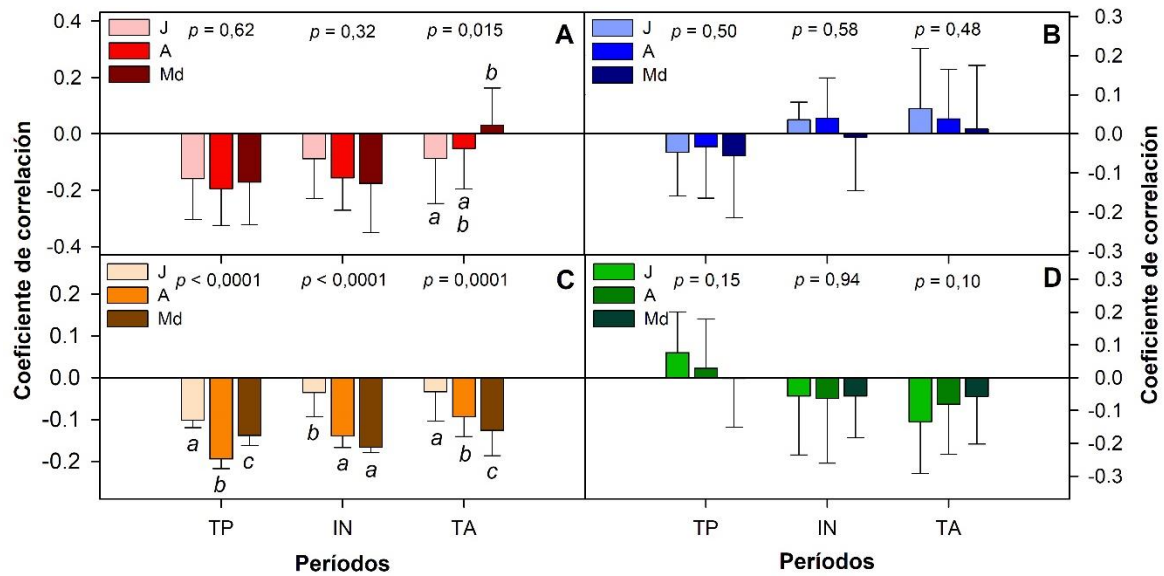


Figura 3.10. Medias de los coeficientes de correlación entre las cronologías residuales de la clase de edad joven (J), adulta (A) y madura (Md) de *Araucaria araucana* y A) la temperatura media, B) la precipitación total, C) el índice Niño 3.4 y D) el índice SAM, para la temporada previa de crecimiento (TP), para los meses de invierno (IN) y para la temporada de crecimiento actual (TA). Las barras indican los Desvíos Estándar. Letras distintas indican diferencias significativas.

3.4.3 Respuesta del crecimiento al clima a nivel regional

La Figura 3.11 muestra las correlaciones del crecimiento radial de *A. araucana* con la temperatura media mensual para los dos grupos intrarregionales y a nivel regional. Se observó que, en general las temperaturas del período de crecimiento previo (enero a abril) afectaron negativamente a los árboles tanto del grupo Alto como del Bajo, aunque este último mostró mayores coeficientes de correlación. Por otro lado, el grupo Alto mostró ser más sensible a las temperaturas de los meses de invierno (junio y julio), mostrando relaciones negativas entre el crecimiento y la variable climática, mientras el grupo Bajo se vio negativamente afectado por las temperaturas de los meses de inicio del período de crecimiento vegetal (setiembre, octubre y diciembre). Ambos grupos presentaron correlaciones positivas y significativas en el mes de enero del período corriente de crecimiento. A nivel regional, se evidenció el mismo patrón de respuesta del crecimiento a la temperatura media a lo largo de los 21 meses de comparación.

La correlación de la precipitación total con el crecimiento, evidenció que en ambos grupos y a nivel regional, los árboles presentaron el mismo patrón de respuesta (Fig. 3.12). En los tres casos, se observaron correlaciones negativas y significativas en los meses de

noviembre y marzo previos, y correlaciones positivas en el mes de enero previo. Por otro lado, en los meses de inicio de la temporada de crecimiento actual, el grupo Bajo mostró ser más sensible a las precipitaciones de inicio del período de crecimiento (setiembre y octubre) comparado con el grupo Alto, mientras el grupo Alto mostró mayor respuesta en el mes de febrero.

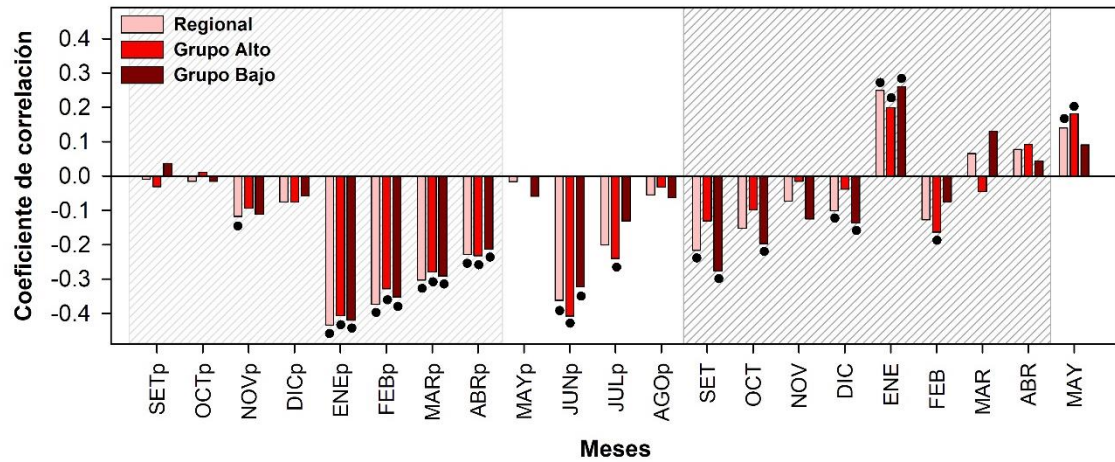


Figura 3.11. Coeficientes de correlación entre la temperatura media mensual regional y las cronologías residuales de *Araucaria araucana* de los grupos Alto, Bajo y Regional, para el período 1912-2008. Las áreas de rayas corresponden a la estación previa (rayas gris claro) y corriente (rayas gris oscuro) de crecimiento. Los puntos indican correlaciones estadísticamente significativas.

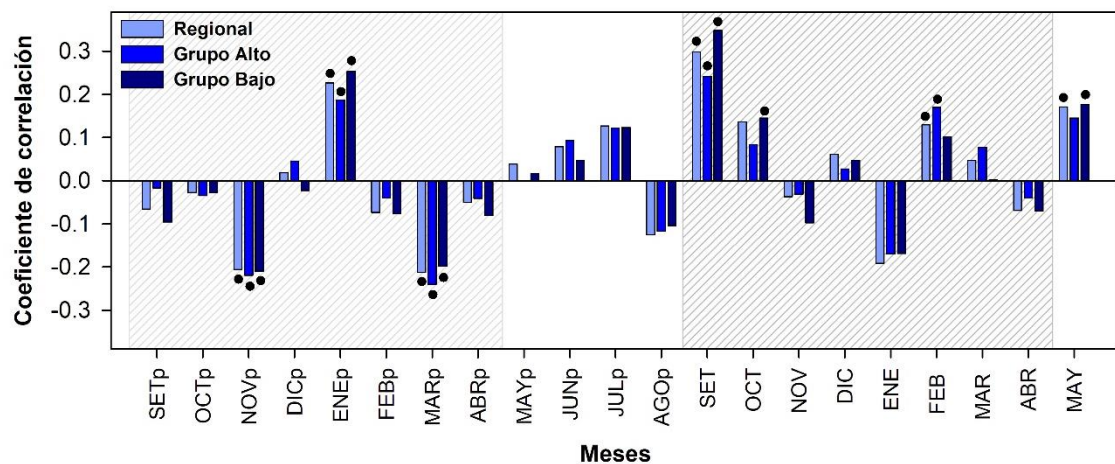


Figura 3.12. Coeficientes de correlación entre la precipitación total mensual regional y las cronologías residuales de *Araucaria araucana* de los grupos Alto, Bajo y Regional, para el período 1931-2010. Las áreas de rayas corresponden a la estación previa (rayas gris claro) y corriente (rayas gris oscuro) de crecimiento. Los puntos indican correlaciones estadísticamente significativas.

La Figura 3.13 muestra la relación del crecimiento radial de *A. araucana* con el índice El Niño 3.4. Se observó que el grupo Bajo presentó correlaciones negativas y significativas durante los meses de diciembre a marzo del período de crecimiento previo, mientras que en el grupo Alto las correlaciones significativas se extendieron desde el mes de noviembre previo al mes de enero del período corriente de crecimiento. En todos los casos, la intensidad de la respuesta fue mayor en el grupo Alto. A nivel regional, solo las correlaciones de los meses de noviembre a abril de la temporada de crecimiento previa fueron significativas.

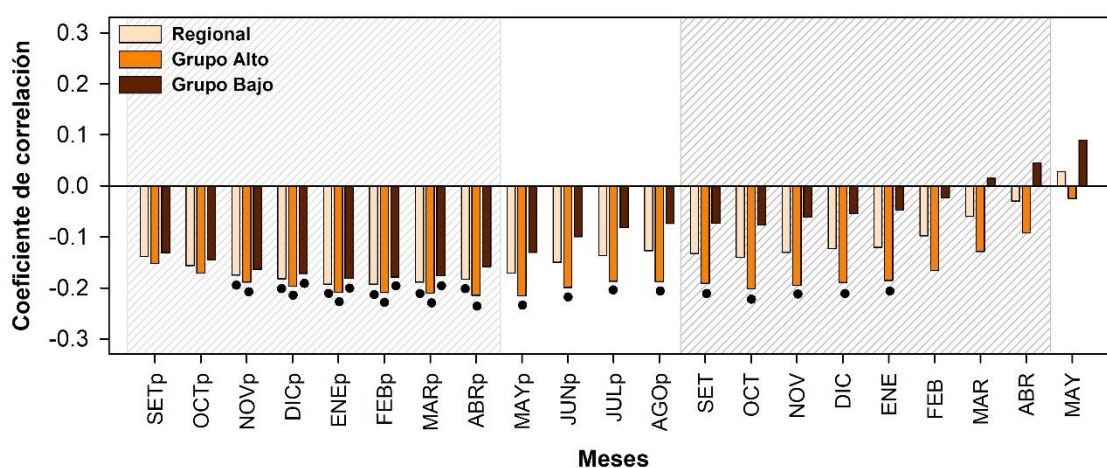


Figura 3.13. Coeficientes de correlación entre el índice El Niño 3.4 y las cronologías residuales de *Araucaria araucana* según las clases de edad de los grupos Alto, Bajo y Regional, para el período 1871-2007. Las áreas de rayas corresponden a la estación previa (rayas gris claro) y corriente (rayas gris oscuro) de crecimiento. Los puntos indican correlaciones estadísticamente significativas.

Por otro lado, la comparación del crecimiento con el índice SAM, indicó que los tres grupos presentaron correlaciones negativas durante los meses de verano (enero a marzo) del período de crecimiento actual, pero solo en el mes de enero se alcanzó el nivel de significancia para los tres grupos y en el mes de marzo para el grupo Regional y el grupo Alto. El mes de agosto presentó una influencia negativa y significativa en el crecimiento de los tres grupos (Fig. 3.14).

La comparación de los coeficientes de correlación no mostró diferencias significativas en la intensidad de respuesta entre los tres grupos a la temperatura, la precipitación y el índice SAM, pero si se observaron diferencias significativas en relación al índice El Niño (Fig. 3.15). Se observó que los árboles del grupo Alto fueron significativamente más influenciados por el índice El Niño que los del grupo Bajo a lo largo de todo el período de

comparación. Por otro lado, se observó una tendencia del grupo Alto a ser más sensible a la temperatura y el índice SAM de los meses de invierno, mientras que el grupo Bajo presentó una leve tendencia a ser más influenciado por la temperatura del período de crecimiento actual.

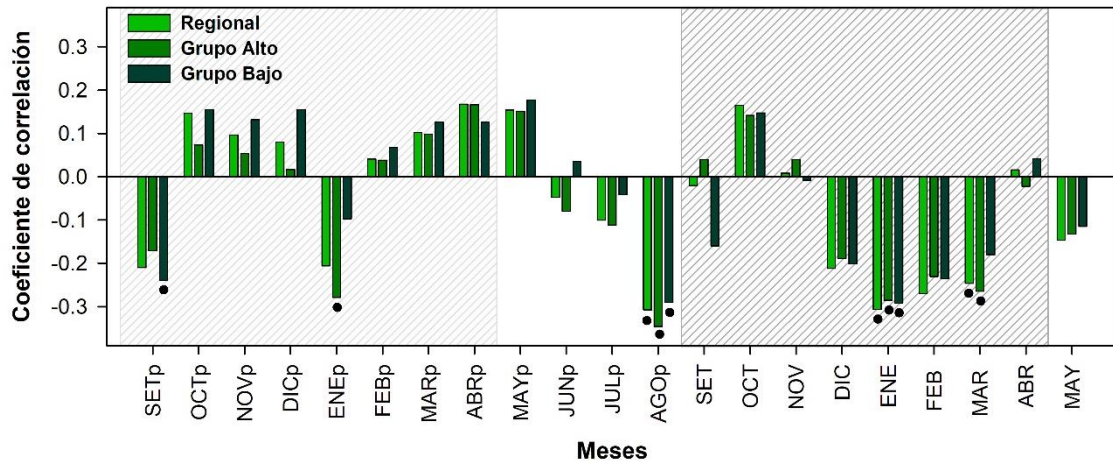


Figura 3.14. Coeficientes de correlación entre el índice SAM y las cronologías residuales de *Araucaria araucana* de los grupos Alto, Bajo y Regional, para el período 1957-2012. Las áreas de rayas corresponden a la estación previa (rayas gris claro) y corriente (rayas gris oscuro) de crecimiento. Los puntos indican correlaciones estadísticamente significativas.

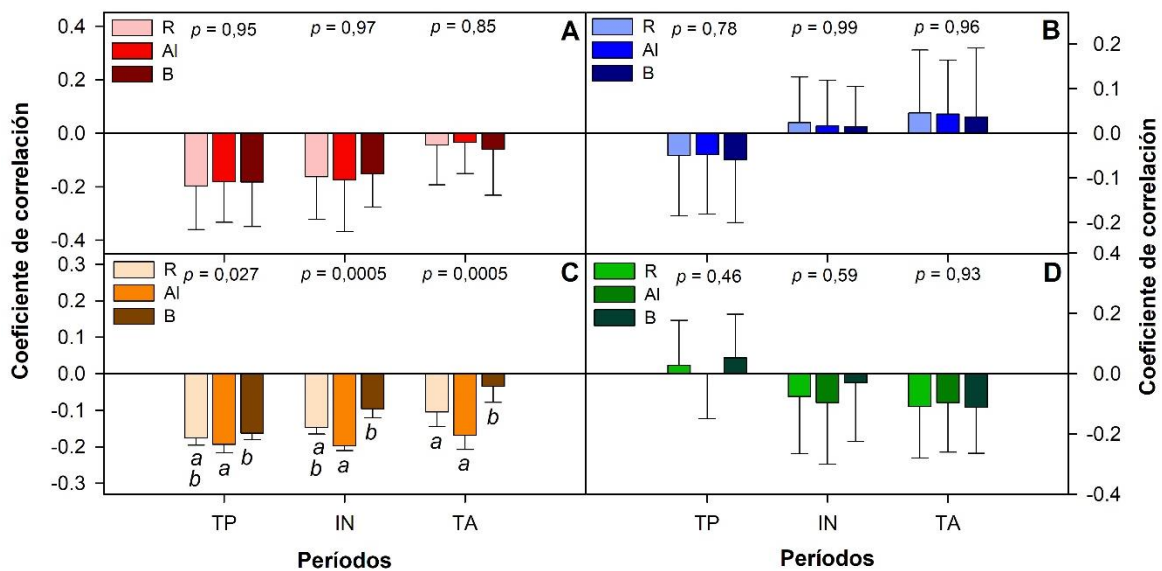


Figura 3.15. Medias de los coeficientes de correlación entre las cronologías residuales del grupo Regional (R), grupo Alto (Al) y grupo Bajo (B) de *Araucaria araucana* y A) la temperatura media, B) la precipitación total, C) el índice Niño 3.4 y D) el índice SAM, para la temporada previa de crecimiento (TP), para los meses de invierno (IN) y para la temporada de crecimiento actual (TA). Las barras indican los Desvíos Estándar. Letras distintas indican diferencias significativas.

3.4.4 Respuesta del crecimiento al clima a nivel hemisférico

La Figura 3.16 muestra las correlaciones espaciales entre la temperatura superficial del mar (SST) para la región 3.4 y las cronologías de los dos grupos y la regional. Se observó que, en el grupo Alto las asociaciones más fuertes entre el crecimiento y los valores de SST se registraron durante el verano y otoño previos, durante el invierno y la primavera actual (setiembre a noviembre), mientras que en el grupo Bajo no se observaron correlaciones significativas en ninguno de los meses de comparación. A nivel regional, el crecimiento se vio negativamente afectado por las temperaturas superficiales del mar de los meses de verano y otoño (diciembre a abril) del período de crecimiento previo.

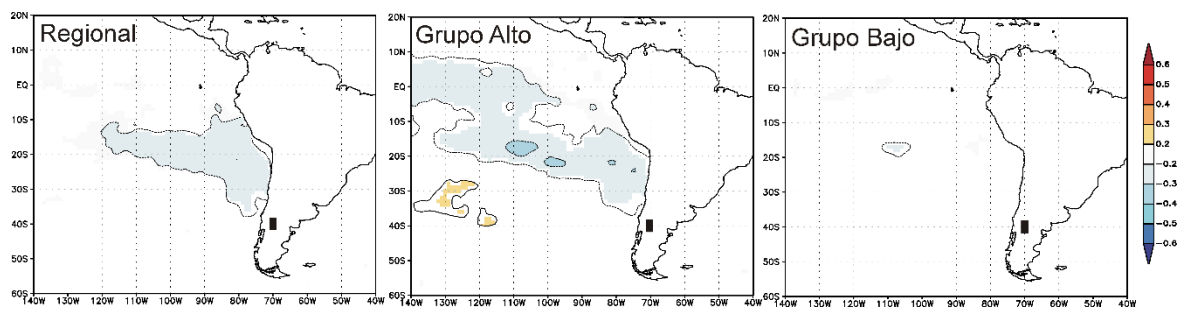


Figura 3.16. Correlaciones espaciales entre la temperatura superficial del mar (SST) de la región 3.4 y las cronologías residuales de *Araucaria araucana* de los grupos Alto y Bajo (correlaciones desde noviembre previo a octubre actual) y Regional (correlaciones desde diciembre a abril previos), para el período 1948-2012. Se muestran sólo las correlaciones estadísticamente significativas (p -valores $< 0,05$). Los rectángulos negros indican el área donde se ubican los sitios de estudio.

3.5 DISCUSIÓN

Los principales factores climáticos limitantes del crecimiento de los árboles patagónicos varían de acuerdo con los climas regionales, la topografía, la fisiología y distribución de las especies (Roig & Villalba, 2008). En este sentido, en el presente Capítulo se analizaron las principales variables climáticas de influencia en el crecimiento radial de *A. araucana* de sitios méxicos y los factores que pueden, a su vez, afectar la relación con el clima. Para ello, se relacionó el crecimiento radial con el clima y con forzantes climáticos en función del sexo de los individuos, la edad y la altitud de los sitios de estudio, desde setiembre del período de crecimiento previo hasta mayo del período de crecimiento actual. Se ha sugerido que el ciclo de crecimiento anual de las plantas leñosas de zonas templadas, está estrechamente relacionado con los cambios climáticos estacionales (Fritts, 1976). De esta

manera, la actividad cambial sigue un ciclo estacional de crecimiento-latencia que ha sido desarrollado como mecanismo de adaptación a las condiciones climáticas más adversas durante los meses de otoño-invierno. El ciclo de crecimiento de los árboles de Patagonia andina está estrechamente regulado por el agua y la temperatura, ya que son los principales factores promotores del crecimiento (Roig & Villalba, 2008). En esta región, la precipitación se concentra en gran medida desde finales del otoño hasta principios de la primavera seguida de un período más seco durante el verano y principios de otoño (López Bernal et al., 2012), por lo que la estación de activo crecimiento vegetal de los árboles es el período más cálido y seco del ciclo, mientras que el período de latencia o dormancia es el más frío y húmedo. En este sentido, la formación de los anillos de crecimiento está impulsada por fenómenos que actúan a diferentes escalas temporales, dependiendo tanto de factores que ocurren antes del inicio de la xilogénesis, de factores que afectan directamente el inicio y la duración de la actividad cambial, como de factores que influyen en la tasa de crecimiento (Olano et al., 2015). Sin embargo, los umbrales necesarios para la ocurrencia de dicho ciclo, varían de acuerdo a las especies, a factores ontogenéticos y a la ubicación geográfica. Particularmente en Patagonia, se ha informado que los factores climáticos que afectan el ciclo y crecimiento radial de las especies varían considerablemente a lo largo de los principales gradientes ambientales presentes en la región asociados con la altitud, la latitud y la longitud (Muñoz et al., 2014). En este sentido, se analizaron las respuestas de árboles de *A. araucana* de distintos sexos y edades creciendo en diferentes altitudes. También se analizaron las respuestas a nivel regional, ya que como se observó en el Capítulo II, las cronologías de *A. araucana* de sitios méxicos presentaron una fuerte señal común, justificando el análisis regional de las respuestas del crecimiento al clima. Mundo et al. (2012a), Hadad (2013) y Muñoz et al. (2014) también informaron un patrón común de variación en el crecimiento de *A. araucana* a nivel regional, explicado en parte, por la relativamente pequeña extensión latitudinal de la especie.

3.5.1 Respuesta del crecimiento al clima según el sexo

Las respuestas del crecimiento radial de *A. araucana* a las distintas variables y forzantes climáticos mostraron en todos los casos el mismo patrón de variación pero diferente intensidad de respuesta en función del sexo, de la edad de los árboles y de la altitud de los sitios. Se observó que las temperaturas del período de crecimiento previo (enero a abril) afectaron negativamente el crecimiento de todos los árboles, independientemente del sexo,

la edad o la elevación de los sitios (Fig. 3.1, 3.6 y 3.11). En general, y no necesariamente haciendo distinción por sexo, el mismo patrón de influencia de la temperatura ha sido observado en otros trabajos de *A. araucana* (p. ej., [González & Veblen, 2006](#); [Mundo et al., 2012a](#); [Muñoz et al., 2014](#); [Hadad et al., 2015](#); [Hadad & Roig, 2016](#); [Juaneda, 2017](#)) evidenciando la fuerte incidencia de esta variable climática sobre el crecimiento de la especie a lo largo de toda su área de distribución. Sin embargo, se han indicado diferentes intensidades de respuesta a la temperatura en función del sexo de los árboles en sitios xéricos ([Hadad & Roig, 2016](#)). Los individuos indiferenciados de los tres grupos, mostraron en general mayor sensibilidad a la incidencia del clima que los masculinos y femeninos durante los meses de activo crecimiento vegetal. La comparación de los coeficientes de correlación entre el crecimiento de árboles diferenciados por sexo de los tres grupos y la temperatura, evidenció que los individuos indiferenciados respondieron significativamente diferente a los masculinos y femeninos durante el período de crecimiento actual, siendo la correlación negativa. Por otro lado, se observó una tendencia de los árboles indiferenciados a ser más sensibles a la precipitación de invierno y del período actual de crecimiento, y al índice SAM durante el período actual, aunque no se alcanzó la significancia estadística (Fig. 3.5). El hecho que los árboles indiferenciados inviertan la mayor cantidad de sus recursos al crecimiento y no a la reproducción, podría ser una posible hipótesis a comprobar, debido a la mayor sensibilidad del crecimiento de estos individuos al clima durante el período de crecimiento actual ([Montesinos et al., 2006](#)). Esto, sumado a las posibles condiciones subóptimas en las que crecen estos árboles, como se observó en el Capítulo II, podrían colaborar para que los individuos indiferenciados se encuentren más negativamente afectados en su crecimiento, principalmente por las temperaturas del período de crecimiento actual. Como se ha mencionado, se acepta ampliamente que el crecimiento y la reproducción son dos funciones que compiten entre sí ([Jönsson & Tuomi, 1994](#); [Silvertown & Dodd, 1999](#); [Hossaert-McKey & Jarry, 1992](#)), por lo que estas condiciones de crecimiento podrían, a su vez, dificultar las posibilidades de alcanzar la madurez sexual en los individuos indiferenciados. Por otro lado, las plantas de diferentes sexos podrían incurrir en costos reproductivos diferentes y, por lo tanto, presentar diferenciales compensaciones entre reproducción y crecimiento, pudiendo desarrollar diferentes estrategias de uso de los recursos ([Obeso, 2002](#)) y como consecuencia diferencias en las respuestas al clima. En este sentido, a pesar que las respuestas entre femeninos y masculinos no fueron significativamente diferentes entre sí para ninguna variable ni índice climático, salvo para

el índice El Niño durante el período previo, se observó una tendencia general de los femeninos a ser más sensibles durante el período de crecimiento previo, principalmente a la temperatura y el índice El Niño, mientras que los masculinos mostraron mayor intensidad de respuesta a la temperatura de invierno y del período de crecimiento corriente. Se ha mencionado que la inversión de recursos a escala estacional juega un rol importante en la asignación de recursos en los distintos sexos (Montesino et al., 2006). En los árboles masculinos el mayor esfuerzo reproductivo está dado durante el momento de producción de polen, y una vez que es liberado, no es necesario continuar invirtiendo en la reproducción actual. Por el contrario, el mayor esfuerzo reproductivo en los femeninos está dado luego de la fecundación de los óvulos (Obeso, 2002). Por lo tanto, en el corto plazo, se espera que los distintos sexos administren los recursos disponibles de manera diferente. Por ejemplo, se ha demostrado para *Juniperus thurifera* que los árboles masculinos presentan mayor correlación positiva entre el crecimiento radial y las precipitaciones de invierno y de la primavera, en coincidencia con el inicio del período de crecimiento. Esto podría indicar que los individuos masculinos invierten una gran proporción de los recursos disponibles durante esos períodos en el crecimiento y no en la reproducción, ya que los conos masculinos están preformados en el período de crecimiento previo (Montesinos et al., 2006). De esta manera, en *A. araucana* el polen es liberado durante la primavera y los árboles femeninos son fecundados en el verano (Sanguinetti & Kitzberger, 2008). Esto podría explicar la mayor intensidad de respuesta de los árboles masculinos de *A. araucana* a las precipitaciones de setiembre de comienzo del período de crecimiento. Por otro lado, el ciclo de maduración de las semillas de *A. araucana* podría contribuir aún más a las tendencias observadas en las respuestas de los árboles entre los sexos. En este sentido, mientras la liberación del polen en *A. araucana* ocurre durante la primavera (setiembre y octubre) de un determinado año, la maduración de la semilla ocurre en otoño (marzo y abril) del período de crecimiento siguiente, es decir que el ciclo reproductivo total dura alrededor de 18 meses desde la polinización (Tortorelli, 1942; Montaldo, 1974). Esto podría explicar la mayor sensibilidad de los árboles femeninos a las temperaturas del período previo de crecimiento y a la precipitación del mes de enero previo, ya que el crecimiento radial de estos individuos dependerá de las reservas almacenadas durante el período anterior, y posiblemente los recursos disponibles en el período actual sean utilizados para el desarrollo y maduración de los conos. Respuestas similares se observaron al comparar los crecimientos del grupo Bajo y el Regional con el índice El Niño, donde en ambos casos se evidenció una mayor respuesta de los femeninos

durante el período previo de crecimiento y durante el invierno, y de los masculinos durante la temporada de crecimiento actual. La relación con el índice SAM también fue mayor para los masculinos durante el verano actual (Fig. 3.4 y 3.5). Estas respuestas concuerdan con las respuestas observadas para la precipitación y la temperatura, ya que aumentos de la temperatura superficial del mar Pacífico (eventos Niño) producen aumentos de temperatura en el sector de Patagonia norte (Aceituno, 1988), mientras que fases positivas del índice SAM producen una disminución de las precipitaciones en esta región (Gillet et al., 2006). Respuestas similares han sido informadas para bosques xéricos de *A. araucana*, donde los femeninos mostraron mayor sensibilidad a las temperaturas del verano previo al período de crecimiento y los masculinos presentaron mayor respuesta a la precipitación del mes de setiembre del período corriente y al índice SAM durante el verano actual (Hadad & Roig, 2016). Por otro lado, Rovere et al. (2003) no encontraron diferencias significativas en las respuestas del crecimiento al clima según el sexo de *Austrocedrus chilensis* creciendo en bosques del sector de Patagonia norte, mientras Cattaneo et al. (2013) mostraron diferencias significativas en las respuestas de *Araucaria angustifolia* al clima entre individuos femeninos y masculinos en el noreste subtropical argentino.

3.5.2 Respuesta del crecimiento al clima según la clase de edad

Las especies longevas presentan un alto potencial para registrar señales ambientales y climáticas en un amplio rango de escalas espaciales y temporales, pero estas señales pueden estar afectadas por los cambios en las respuestas que experimentan los árboles con la edad (Carrer & Urbinati, 2004). El tamaño y la longevidad implican altos costos de mantenimiento, como el desarrollo de tejidos de soporte, defensas químicas y estructurales, entre otros, que consumen recursos que podrían destinarse al crecimiento y/o la reproducción (Donaldson et al., 2006). Así, los árboles experimentan cambios en su fisiología y estructura a lo largo de su ciclo de vida, lo que puede afectar también las relaciones e interacciones con el ambiente (Day et al., 2002). En este sentido, los árboles pueden experimentar cambios en la sensibilidad climática relacionados con cambios en la edad.

Los resultados de la relación entre el crecimiento radial de *A. araucana* de sitios mésicos y el clima en función de las clases de edad, indicaron que los árboles responden de manera diferente a lo largo de su ciclo de vida. Se observó que, en general, los patrones de respuesta a todas las variables y forzantes climáticos analizadas fueron similares a los observados cuando se analizó la respuesta en función de los sexos. Los árboles jóvenes

(≤ 150 años) presentaron mayor intensidad de respuesta a las temperaturas de los meses de inicio del período de crecimiento (setiembre a diciembre), mientras que los adultos (151-270 años) y maduros (> 270 años) mostraron mayor sensibilidad a las temperaturas del período de crecimiento previo (enero a abril), sobre todo en el grupo Bajo y a nivel regional. Las temperaturas de invierno influenciaron más negativamente el crecimiento de los adultos y maduros, principalmente en los grupos Alto y Regional, donde los maduros a su vez, mostraron mayores coeficientes de correlación que los adultos (Fig. 3.6). Estas tendencias también se evidenciaron cuando se compararon los coeficientes de correlación entre las tres clases de edad en los distintos períodos de comparación. Se observaron diferencias significativas entre las respuestas de las clases de edad a la temperatura del período corriente de crecimiento, siendo los árboles jóvenes los que presentaron los coeficientes más negativos comparado con los adultos y maduros. Durante los meses de invierno se observó una mayor respuesta de los maduros aunque no se alcanzó el nivel de significancia. Por otro lado, se observó una tendencia de los jóvenes a ser más sensibles a la precipitación y el índice SAM durante el período de crecimiento corriente, mientras que los adultos y maduros mostraron ser significativamente más sensibles al índice El Niño en todos los períodos de comparación (Fig. 3.10). Particularmente, los árboles adultos se vieron más negativamente afectados por el índice El Niño que los maduros durante el período de crecimiento previo, mientras que durante los meses de invierno y el período de crecimiento actual se observó lo contrario. Se observó también una tendencia en los maduros a ser más sensibles a la precipitación del período de crecimiento previo. Hadad et al. (2015) analizaron la respuesta de *A. araucana* de sitios xéricos al clima en función de la edad, informando patrones de respuesta similares a los encontrados en los bosques mésicos del presente trabajo, a pesar que las clases de edad difieren levemente entre los dos estudios. Hadad et al. (2015) informaron que los árboles jóvenes (≤ 120 años) mostraron mayor sensibilidad a la temperatura y al índice SAM de los meses de primavera-verano del período actual de crecimiento, mientras que los maduros (121-275 años) y viejos (> 275 años) presentaron mayores coeficientes de correlación con las temperaturas de verano-otoño del período anterior. Estas diferencias en el tiempo de respuesta del crecimiento a las variables e índices climáticos entre las clases de edad podrían tener varias causas. Primero, como se observó en el Capítulo II, en general los árboles jóvenes presentaron mayores incrementos radiales anuales (IRA) que los adultos y maduros, salvo en el grupo Bajo donde los adultos presentaron los mayores valores (Fig. 2.36). Esto podría indicar que los árboles jóvenes destinan la mayor cantidad de sus

recursos al crecimiento, mientras que los adultos y maduros podrían destinar parte de los recursos disponibles a otras funciones como la reproducción y mantenimiento. También se observó que, a medida que aumenta la edad aumentan el diámetro y la altura de los árboles, es decir el tamaño en general (Fig. 2.20), lo que podría implicar que los árboles más viejos tengan que invertir más recursos en mantener las estructuras en detrimento del crecimiento (Donaldson et al., 2006). Segundo, se ha mencionado en numerosos estudios que los fotoasimilados almacenados durante el otoño son movilizados nuevamente en la primavera de inicio del crecimiento siguiente para formar el leño temprano (p. ej., Hansen & Beck, 1990; Hill et al., 1995; Robertson et al., 1997; Kagawa et al., 2006). Esto podría estar ocurriendo en los árboles adultos y maduros de *A. araucana*. De esta manera, los recursos almacenados durante el otoño previo al año de formación del anillo serían utilizados para la formación del leño en el año siguiente, mientras que los recursos disponibles durante la temporada de crecimiento podrían destinarse a otras funciones, como la reproducción o el mantenimiento, como se mencionó previamente. Este proceso podría verse acentuado en árboles más viejos, ya que el esfuerzo reproductivo en los árboles aumenta sustancialmente con la edad, paralelamente con un aumento del tamaño de la copa y el número de brotes potencialmente reproductivos (Silvertown et al., 2001). Una tercera causa de las tendencias observadas en las respuestas de *A. araucana* según la edad, podría asociarse a las diferencias en el sistema radical. Rozas et al. (2009) afirmaron que el sistema de raíces más desarrollado y eficiente de los árboles de *Juniperus thurifera* de mayor edad podría explicar, en parte, la menor sensibilidad de estos individuos al déficit hídrico del verano del período de crecimiento corriente. De esta manera, los árboles más viejos serían menos sensibles a las variaciones climáticas durante la temporada de crecimiento ya que un sistema de raíces más extenso les permitiría explorar diversas condiciones edáficas, favoreciendo el acceso a mayor diversidad y cantidad de recursos comparado con los árboles más jóvenes y con menor desarrollo radical (Krämer et al., 1996).

Recientemente se han reconocido los efectos de factores ontogenéticos, como la edad y el tamaño, en la respuesta de los árboles al ambiente (Bond, 2000; McDowell et al., 2011; Hinckley et al., 2011), pero los estudios sobre la influencia de la edad en las relaciones del crecimiento con el clima son todavía escasos y sus resultados muy diversos. Algunos estudios revelaron que la relación del crecimiento con el clima no se vio afectada por la edad de los árboles (p. ej., Fritts, 1976; Colenutt & Luckman, 1991; Li et al., 2012) o se

encontró levemente influenciada (p. ej., [Esper et al., 2008](#)); otros informaron que la sensibilidad al clima es mayor en árboles adultos o maduros (p. ej., [Szeicz & MacDonald, 1993](#); [Carrer & Urbinati, 2004](#)), mientras que otros trabajos informaron una mayor sensibilidad de los árboles juveniles a las condiciones climáticas comparado con los maduros o adultos (p. ej., [Rozas et al., 2009](#); [Vieira et al., 2009](#); [Wu et al., 2013](#); [Navarro-Cerrillo et al., 2014](#); [Hadam & Roig, 2016](#)). A pesar de la diversidad de respuesta encontradas para distintas especies y regiones, los resultados encontrados en este trabajo concuerdan con los informados por Hadam et al. (2015) para bosques de *A. araucana* de sitios xéricos creciendo en el norte de Patagonia. Por otro lado, los resultados observados en la relación del crecimiento al clima en función del sexo, también fueron similares a los informados para los mismos bosques xéricos ([Hadam & Roig, 2016](#)). Esto indicaría un comportamiento regional de las respuestas de la especie al clima en función de la edad y el sexo de los individuos a pesar de las grandes diferencias ambientales que ocurren a lo largo del gradiente de precipitación y de altitud presente en la región. En función de esto, podría sostenerse que la relación del crecimiento de *A. araucana* con el clima en el norte de Patagonia, también está fuertemente regulada por factores propios de la especie, por ejemplo genéticos.

3.5.3 Respuesta del crecimiento al clima a nivel regional

Las características altitudinales y fisiográficas de los ecosistemas de montaña son factores de gran importancia que afectan la variación del clima, la distribución de la vegetación y las condiciones edáficas ([Gao et al., 2013](#)). En este sentido, el estudio de las variaciones del crecimiento de los árboles y sus respuestas al clima a lo largo de gradientes altitudinales es relevante para evaluar y predecir la respuesta de las especies y de los bosques a los cambios climáticos futuros ([Liang et al., 2010](#)). Numerosos trabajos han evaluado la influencia de la altitud en las respuestas del crecimiento, pero los resultados han sido muy diversos en función de las especies y las regiones.

En este Capítulo, se analizó la respuesta del crecimiento al clima de *A. araucana* de sitios méxicos creciendo en un gradiente de altitud. La relación del crecimiento con la temperatura mostró que tanto los árboles del grupo Alto (altitud media: 1626 msnm) como los del grupo Bajo (altitud media: 1262 msnm) se vieron negativa y significativamente afectados por las temperaturas de verano y principios de otoño del período previo de crecimiento (Fig. 3.11). Ambos grupos también mostraron correlaciones negativas y significativas con el mes de junio, pero el grupo Alto mostró mayor sensibilidad a esta

variable en los meses de invierno (junio y julio). La influencia de las temperaturas de invierno en el crecimiento radial de los árboles ha sido sugerida en otros estudios (p. ej., [Jacoby & D'Arrigo 1989](#); [Grace & Norton 1990](#)). En este sentido, las altas temperaturas durante los meses de invierno pueden significar menor precipitación nival y/o pueden inducir pérdida temprana de la cobertura nival causando déficit hídrico en el suelo a comienzos de la temporada de crecimiento. Por otro lado, pueden inducir aumentos en las tasas de respiración y como consecuencia pérdida de los carbohidratos almacenados necesarios para el crecimiento de la temporada siguiente ([Gao et al., 2010](#)). Estos procesos podrían ser la causa de las correlaciones negativas observadas entre el crecimiento de *A. araucana* y las temperaturas de invierno, con mayor influencia en los sitios de altitud. Resultados similares han sido observados por [Mundo et al. \(2012a\)](#) para sitios de *A. araucana* de altitud, no así en los situados en bajas elevaciones y de condiciones más xéricas. Por otro lado, el crecimiento de los árboles del grupo Bajo se encontró más negativamente influenciado por las temperaturas de la temporada de crecimiento, particularmente durante los meses de setiembre a diciembre, mientras que el grupo Alto no mostró respuestas significativas a la temperatura durante este período. En este sentido, se ha sugerido que a mayores altitudes, temperaturas más cálidas durante la estación de crecimiento podrían favorecer la tasa fotosintética de los árboles y alargar la estación de activo crecimiento vegetal ([Srur et al., 2008](#); [Way & Oren, 2010](#)). De esta manera, los árboles de *A. araucana* de los sitios más altos podrían, en parte, beneficiarse de las condiciones más cálidas durante la primavera de crecimiento, o al menos no verse negativamente influenciados en su crecimiento. Esto podría contribuir también a la tendencia positiva observada en el incremento de área basal (IAB) del grupo Alto durante el último siglo, que se analizó en el Capítulo anterior (Fig. 2.32). Por otro lado, los árboles del grupo Bajo mostraron mayor sensibilidad a las precipitaciones de inicio del período de crecimiento (setiembre y octubre) (Fig. 3.12). Se ha mencionado que el crecimiento en zonas de baja elevación y en el límite inferior del bosque está principalmente influenciado por la precipitación (p. ej., [Srur et al., 2008](#)). De esta manera, el crecimiento de *A. araucana* de los sitios de baja elevación podría estar principalmente controlado por las condiciones de humedad. Así, altas temperaturas durante el período de activo crecimiento vegetal induciría mayores condiciones de estrés hídrico en los árboles, mientras que las precipitaciones de inicio del período favorecerían significativamente el crecimiento de los mismos. Respuestas similares fueron informadas por [Mundo et al. \(2012a\)](#) para bosques de *A. araucana* a lo largo de un gradiente altitudinal y por [Hadad \(2013\)](#) para bosques

xéricos. Por otro lado, la relación positiva entre la precipitación del mes de enero del período de crecimiento previo y el crecimiento de los dos grupos, podría estar relacionada con la acumulación de reservas más que con un efecto directo en el balance hídrico del suelo en la temporada de crecimiento siguiente (Suárez et al., 2015). En cambio, las correlaciones negativas durante los meses de noviembre y marzo del período previo podrían deberse a una reducción de las tasas de fotosíntesis como consecuencia de la menor radiación recibida por las condiciones de nubosidad que implican las precipitaciones, y en consecuencia menor acumulación de carbohidratos para el crecimiento siguiente.

Por otro lado, el grupo Alto mostró más sensibilidad al índice El Niño 3.4 y a la temperatura superficial del mar Pacífico (SST) que el grupo Bajo, a lo largo de todo el período de comparación (Fig. 3.15 y 3.16). Como se mencionó anteriormente, valores positivos y altos de estas variables climáticas reflejan la ocurrencia de temperaturas superiores a la media en el norte de Patagonia (Garreaud et al., 2009). Se observó que durante el período de crecimiento previo ambos grupos mostraron respuestas similares al índice El Niño, mientras que el grupo Alto se vio también afectado durante el invierno y el inicio de la temporada de crecimiento (Fig. 3.14). Estas respuestas concuerdan con las correlaciones observadas entre el crecimiento y la temperatura media en ambos grupos, donde el grupo Alto mostró a su vez, mayor sensibilidad a las temperaturas de invierno. Contrariamente, no se observaron respuestas significativas del grupo Bajo al índice El Niño durante el período de crecimiento actual, mientras que el grupo Alto presentó coeficientes negativos y significativos. La relación del crecimiento con el índice SAM mostró influencias negativas durante los meses de agosto, enero y marzo del período corriente de crecimiento, y la intensidad de respuesta entre ambos grupos altitudinales fueron similares (Fig. 3.14). Esto indicaría que las condiciones más secas inducidas por las fases positivas del fenómeno SAM afectaron negativamente el crecimiento de *A. araucana* de sitios méxicos a nivel regional. Respuestas similares a estos índices climáticos han sido encontradas para otros bosques de *A. araucana* del norte de Patagonia (p. ej., Mundo et al., 2012a; Hadad, 2013; Juaneda, 2017) y para otras especies de la región (p. ej., Suárez et al., 2015).

A lo largo del último siglo, se han observado grandes variaciones en las variables climáticas y sus principales forzantes en la región de Patagonia. Durante las últimas décadas se ha registrado una tendencia positiva en la ocurrencia del fenómeno SAM, y se

ha demostrado que esta tendencia no tiene precedentes, al menos, en los últimos 600 años (Villalba et al., 2012). Por otro lado, se han informado aumentos constantes de la temperatura y disminución de la precipitación a lo largo del último siglo en el sector de Patagonia norte (Mundo et al., 2012a). Estas tendencias, junto con las predicciones de intensificación del cambio climático que producirían aún mayores reducciones de las precipitaciones en el sector de Patagonia norte (IPCC, 2007), generan un escenario donde las condiciones de estrés para el crecimiento de los árboles y el desarrollo de los bosques se intensifican. En este sentido, dada la estrecha relación observada entre las variaciones climáticas y el crecimiento radial de *A. araucana*, se espera que el crecimiento y dinámica de estos bosques se vean significativamente influenciados por los futuros cambios en clima.

En el presente capítulo se observó que el crecimiento radial de *A. araucana* de ambientes méxicos está fuertemente influenciado por variables climáticas como la temperatura y la precipitación, y por forzantes climáticos como el fenómeno El Niño-Oscilación del Sur y el fenómeno SAM. A su vez, los árboles tienen diferentes niveles y tiempos de respuesta al clima dependiendo de factores como la edad y el sexo de los individuos, mientras que factores como la altitud también modulan la dirección e intensidad de respuesta de los árboles a las variaciones ambientales. Así, los individuos indiferenciados sexualmente mostraron, en general, mayor sensibilidad a las variaciones climáticas durante la temporada de activo crecimiento vegetal, mientras que los femeninos mostraron una tendencia a ser más sensibles a la variabilidad del clima durante el período de crecimiento previo, y los masculinos durante los meses de invierno y la temporada de crecimiento actual. También se observaron diferentes intensidades de respuesta dependiendo de la altitud donde crecen los árboles. En este sentido, el crecimiento radial de los árboles del grupo Alto pareciera estar principalmente influenciado por la temperatura, mientras que el crecimiento de los del grupo Bajo estaría mayormente controlado por las condiciones de humedad. De esta manera, la respuesta del crecimiento radial de los árboles de *A. araucana* al clima se presentó como una variable multifactorial. Finalmente, dado el actual escenario de cambio en el clima registrado en Patagonia y sus proyecciones a futuro, y considerando la variedad de factores que afectan el crecimiento radial de *A. araucana*, es posible que los bosques de Araucaria se vean fuertemente afectados en su desarrollo y dinámica en un futuro próximo.

CAPÍTULO IV

Análisis de la EiUA de A. araucana según la edad y las condiciones ambientales. Cambios durante el siglo XX

4.1 INTRODUCCIÓN

4.1.1 Isótopos estables en anillos de crecimiento

Como se mencionó en el Capítulo I, los análisis de las proporciones de isótopos estables en la materia orgánica de los árboles, principalmente en la celulosa de la pared celular en los tejidos que constituyen los anillos de crecimiento, permiten ampliar el conocimiento acerca de cómo el medio ambiente o la variabilidad de los factores climáticos inciden en su formación ([McCarroll & Loader, 2004](#)). Esto abre un campo por demás extenso para realizar estudios ecofisiológicos relacionados, particularmente, con la respuesta de las plantas ante diferentes condiciones de crecimiento impulsadas por el actual cambio climático y el aumento de CO₂ en la atmósfera. Una de las formas más comúnmente utilizadas para llevar a cabo este tipo de estudios es a través del análisis de las variaciones isotópicas registradas en los anillos de crecimiento de los árboles. El valor principal del registro isotópico en los anillos de crecimiento no se limita solo a la información referida a las condiciones del aire o agua en el pasado, sino que son sensibles bioindicadores de la forma en que los componentes del agua y del aire son modificados por los árboles en respuesta al ambiente en el que viven ([McCarroll & Loader, 2004](#)). Particularmente, el análisis de la relación $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ($\delta^{13}\text{C}$) permite estimar la Eficiencia intrínseca del Uso del Agua (EiUA) de los árboles, que se define como la cantidad de carbono asimilado por unidad de agua perdida ([Ehleringer et al., 1993](#)). Por otra parte, la relación entre la EiUA y el ambiente ofrece oportunidades para comprender e interpretar cómo la fisiología de los

árboles está actualmente influenciada por la variabilidad ambiental, validando estas observaciones en el pasado y proyectando las tendencias de las interacciones vegetación-atmósfera en escenarios de cambio climático cercanos y futuros ([Battipaglia et al., 2013](#); [Silva & Anand, 2013](#)).

Muchas evidencias sostienen que el reciente aumento observado en la EiUA de los árboles se da en respuesta al aumento de la concentración de CO₂ de la atmósfera (C_a), principalmente durante el siglo XX (p. ej., [Bert et al., 1997](#); [Duquesnay et al., 1998](#); [Feng, 1999](#); [Saurer et al., 2014](#); [Frank et al., 2015](#)). Sin embargo, la influencia de la EiUA y el C_a en el crecimiento de los árboles aún no está claro, y la respuesta de cómo, dónde y cuándo esta relación varía sigue siendo inconclusa o al menos controversial. En este sentido, se han informado respuestas contrastantes para diferentes biomas, tipos de bosque y condiciones donde los árboles se desarrollan, lo que indica que la influencia de C_a en el crecimiento de los árboles y en la EiUA depende de las condiciones locales, de la ontogenia de los árboles o de una combinación de ambos factores (p. ej., [Andreu-Hayles et al., 2011](#); [Camarero et al., 2015](#)).

En relación a las condiciones del sitio, diferencias sustanciales en la EiUA y crecimiento de los árboles entre los sitios de una misma especie indican que las diferencias en la disponibilidad de agua del suelo, la humedad del aire, la temperatura, la densidad del bosque, entre otros, desempeñan un papel importante en las respuestas fisiológicas de las plantas al aumento del CO₂ atmosférico (p. ej., [Saurer et al., 1997](#); [Arneth et al., 2002](#); [Waterhouse et al., 2004](#)). En cuanto a la ontogenia de los árboles, los cambios isotópicos en los anillos de crecimiento podrían estar relacionados a la edad de los individuos, independientemente de cualquier influencia ambiental a largo plazo ([Bert et al., 1997](#); [Bond, 2000](#); [Körner, 2006](#)). Se podría argumentar que estas diferentes respuestas de los árboles tienen un origen morfológico y fisiológico con ocurrencia durante la transición de la fase de crecimiento juvenil a una madura ([Bond, 2000](#); [Day et al., 2002](#)). En este sentido, es posible evaluar cómo la edad y/o el tamaño del árbol pueden afectar los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y la respuesta de la EiUA (p. ej., [Knapp & Soulé, 2011](#); [Dorado Liñán et al., 2012](#); [Linares & Camarero, 2012](#)).

Por otra parte, para predecir las posibles respuestas de los ecosistemas al aumento del CO₂ de la atmósfera, es fundamental comprender y cuantificar cómo los bosques han reaccionado en términos de sus relaciones de carbono y agua ([Peñuelas et al., 2008](#)), al menos durante el siglo XX ([Saurer et al., 2004, 2014](#); [Frank et al., 2015](#)). Por este motivo,

resulta relevante diferenciar las respuestas de los árboles en relación a las condiciones del sitio (por ejemplo, sitios méxicos vs xéricos, bosques abiertos vs cerrados) y la ontogenia de los árboles (por ejemplo, árboles jóvenes vs árboles adultos, entre otros).

4.1.2 Respuestas del crecimiento de *A. araucana* al ambiente

Los bosques xéricos de *A. araucana* son bosques abiertos compuestos sólo por árboles de *Araucaria* entremezclados con un primer estrato vegetal de arbustos y gramíneas, correspondiente a la estepa patagónica (Golluscio et al., 1982; Schlichter & Laclau, 1998), creciendo en terreno rocoso con una matriz arenosa que proporciona un sustrato bien drenado. Este escenario particular sugiere condiciones ecológicas xéricas como lo demuestra el conjunto de plantas asociadas a la estepa que se encuentra en estos sitios (Roig, 1998; Hadad, 2013). Como se observó en el Capítulo II, el bosque méxico está compuesto por árboles de *A. araucana* que alcanzan el dosel superior, pero forman comunidades con otras especies arbóreas, principalmente con *Nothofagus pumilio* y *Nothofagus antartica* (Roig, 1998), con las que eventualmente pueden competir por recursos (Fajardo & González, 2009) (Fig. 4.1).

Estudios recientes en bosques xéricos y fragmentados de *A. araucana* indican que los árboles jóvenes son más sensibles a las variaciones en la disponibilidad de agua en el suelo durante la temporada de crecimiento que los árboles adultos o maduros (Hadad et al., 2015) y que los individuos femeninos parecen ser más sensibles a la temperatura del aire en superficie durante el período anterior de crecimiento (Hadad & Roig, 2016). Además, Mundo et al. (2012a) también informaron diferentes respuestas de los árboles al clima dependiendo de la elevación del sitio mientras que Muñoz et al. (2014) sugirieron diferentes respuestas de crecimiento de los árboles a la humedad del suelo a lo largo de un gradiente biofísico en el norte de la Patagonia. En base a ello, las respuestas de los árboles de *A. araucana* al clima dependen de muchos factores ontogenéticos y ambientales, y su estudio proporciona elementos importantes para analizar la reacción de los árboles frente al cambio climático y cómo esto afectaría la supervivencia y regeneración de los bosques. En este sentido, es relevante analizar los cambios en la EiUA dependiendo de la edad de los árboles y las condiciones del sitio donde se desarrollan los árboles de *A. araucana*, es decir en ambientes xéricos y méxicos. Esto permitirá comprender mejor qué individuos estarán más comprometidos en su crecimiento y desarrollo frente a futuros escenarios de cambio climático y, en consecuencia, cómo afectarán estas variaciones a la supervivencia de los bosques de *Araucaria*.

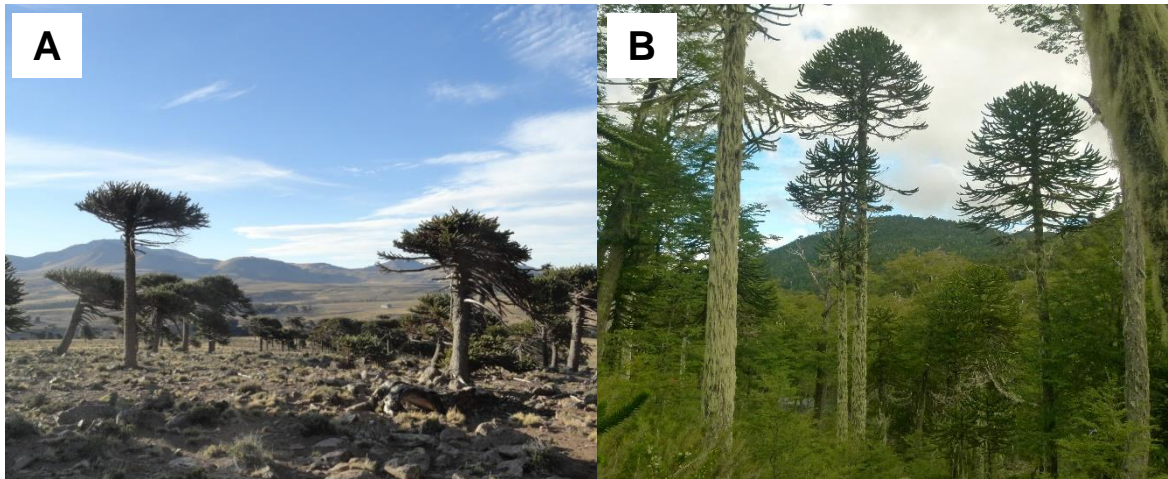


Figura 4.1. Bosques de *Araucaria araucana* del norte de Patagonia argentina A) de condiciones secas o xéricas, B) de condiciones húmedas o mésicas.

4.2 OBJETIVOS

4.2.1 Objetivo General

Analizar las variaciones en la Eficiencia intrínseca del Uso del Agua (EiUA) de árboles adultos y maduros de *A. araucana* de sitios xéricos y mésicos, y relacionarlas a las variaciones ambientales experimentadas en el norte de Patagonia durante el siglo XX.

4.2.2 Objetivos específicos

- Analizar las variaciones en la tendencia de la EiUA durante los últimos 100 años
- Determinar si existen diferencias en la EiUA dependiendo de la edad de los árboles
- Determinar si existen diferencias en la EiUA dependiendo de las condiciones del sitio
- Relacionar las respuestas de EiUA con el crecimiento radial de los árboles
- Comparar la EiUA con datos climáticos instrumentales y valores históricos de concentración de CO₂ y $\delta^{13}\text{C}$ atmosféricos

4.3 MATERIALES Y MÉTODOS

4.3.1 Sitios de estudio y datos meteorológicos

Los sitios de estudio están ubicados en el área de distribución oriental de los bosques de *A. araucana*, en el norte de la Patagonia argentina. Se seleccionaron dos sitios de ambiente húmedo o mésico y dos de ambiente seco o xérico, es decir de los extremos del gradiente

de precipitación presente en la región de Patagonia norte (Villalba et al., 2003). Los sitios de bosques de *A. araucana* ubicados en condiciones mésicas fueron Caviahue (CV) y Rucachoroi (RC), y los de ambientes xéricos, fueron Río Agrio (RA) y Primeros Pinos (PP) (Fig. 2.2). Estos últimos sitios fueron seleccionados como áreas relevantes basadas en estudios dendrocronológicos previos (Hada et al., 2015), mientras que los sitios mésicos corresponden a dos de los sitios considerados en la presente Tesis. La temporada de crecimiento para estas especies se extiende de setiembre a abril aproximadamente, período que presenta las condiciones más secas y cálidas del año (Fig. 4.2). Características geográficas y topográficas de los sitios se muestran en la Tabla 4.1.

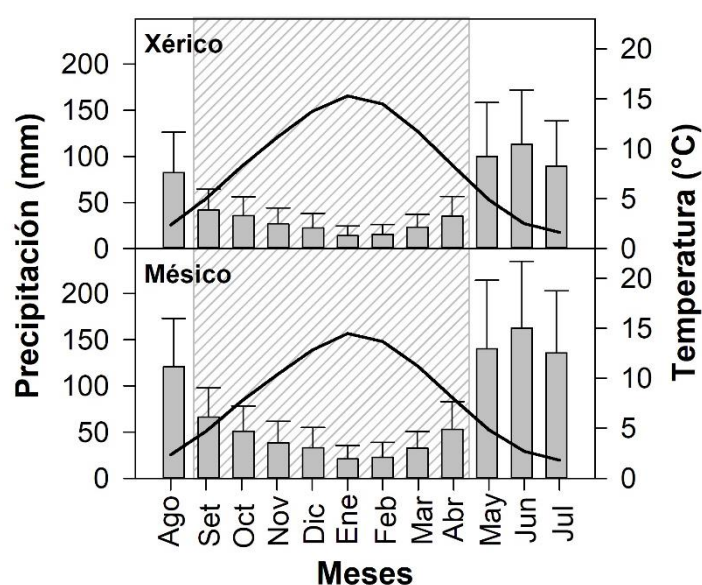


Figura 4.2. Promedios mensuales de temperatura media (línea continua) y precipitación total (barra gris) de dos puntos grillados que representan ambientes mésicos y xéricos. Las áreas rayadas indican aproximadamente la temporada de crecimiento vegetal. Las barras de error corresponden a las desviaciones estándar. Datos de la grilla de datos meteorológicos CRU ST 2.1.

Debido a la falta de registros meteorológicos largos, completos y bien distribuidos en la región (Scarpatti et al., 2011), y a la necesidad de analizar las variaciones durante el último siglo, se utilizaron datos climáticos correspondientes a la grilla producida por el CRU TS 2.1 con una resolución de 0,5° (Mitchell & Jones, 2005), que se extiende de 1901 hasta la actualidad. Se consideraron la temperatura media y máxima mensual, así como la precipitación mensual total para el período comprendido entre 1901 y 2014. Las coordenadas de los puntos de la grilla más cercanos a los sitios de estudio se muestran en

la Tabla 4.1. Para los sitios Caviahue y Río Agrio se consideró el mismo punto grillado debido a la proximidad de los mismos.

Tabla 4.1. Ubicación y características de los sitios y puntos de la grilla del CRU 2.1

	Sitios mésicos		Sitios xéricos	
	Caviahue (CV)	Rucachoroi (RC)	Primeros Pinos (PP)	Río Agrio (RA)
Latitud (°)	37.85 S	39.22 S	38.89 S	37.83 S
Longitud (°)	71.04 W	71.26 W	70.57 W	70.98 W
Altitud (msnm)	1674	1303	1680	1594
Pendiente (%)	9	31	0	0
Exposición de ladera (°N)	140	235	plano	plano
Estructura forestal	Bosque cerrado	Bosque cerrado	Bosque abierto	Bosque abierto
Punto de grilla CRU TS 2.1	38°S; 71°W	39°S; 71°W	39°S; 70.5°W	38°; 71°W

4.3.2 Trabajo de campo, de laboratorio y análisis de isótopos

Para este estudio, se consideraron árboles de *A. araucana* previamente analizados en estudios dendrocronológicos de sitios xéricos (Hada et al., 2015) y de sitios mésicos considerados en esta Tesis. Para la selección de los árboles, se determinó la edad cambial de los mismos (posición del anillo de crecimiento en referencia a la médula) a la altura del pecho (1,3 m aproximadamente) contando el número de anillos entre la corteza y la médula. Para las series que no alcanzaron la médula (o que no la presentaban en la muestra), pero que contenían el arco interno cercano a la misma, el número de anillos faltantes se estimó siguiendo el método geométrico propuesto por Duncan (1989) explicado en la Sección 2.3.3. Posteriormente, y a fin de identificar posibles variaciones en la composición isotópica de la madera en diferentes edades, las clases de edad se determinaron siguiendo la metodología propuesta por Knapp y Soulé (2011). Así, la clase de edad madura fue determinada por aquellos árboles con anillos interiores anteriores a 1750 d.C., correspondiente a árboles ≥ 264 años de edad (árboles maduros). El período joven se determinó por árboles con anillos interiores entre 1800 y 1850 d.C., que representan edades entre 164 y 214 años (árboles adultos). Las series con anillos interiores entre 1751 y 1799 d.C. no fueron incluidas en el análisis a fin de evitar la posibilidad de que los árboles que difieren en sus fechas interiores por sólo uno o pocos años se consideren en diferentes grupos de edad. Además, no se incluyeron las series con fechas interiores entre 1850 y 1900 d.C. para evitar los primeros 50 años de vida del árbol, período donde los anillos podrían mostrar un empobrecimiento en el contenido de ^{13}C

debido al fenómeno denominado "efecto juvenil" (Francey & Farquhar, 1982; Francey et al., 1985). De esta manera, fue posible obtener series de anillos de árboles con diferencias consistentes en edad, pero evitando la porción de madera juvenil. Se seleccionaron 4 árboles con buenos valores de intercorrelación por cada clase de edad y por sitio, alcanzando un total de 32 árboles (16 árboles de ambientes xéricos y 16 de ambientes méxicos). Se ha sugerido que para análisis isotópicos 4 árboles son suficientes para desarrollar una serie media representativa por sitio, ya que la intensidad de la señal común entre las series de isótopos es mayor que entre los anchos de anillos de crecimiento (Leavitt & Long, 1984; Robertson et al., 1997; Gagen et al., 2004). Así, el número de árboles por sitio empleados en este estudio excede significativamente las consideraciones anteriores, lo que supone una información más robusta sobre la variabilidad isotópica en cada sitio considerado. Cabe mencionar que las clases de edad determinadas en este Capítulo no coinciden exactamente con las determinadas previamente en el Capítulo II, ya que por razones metodológicas propias de los análisis de isótopos estables de carbono en anillos de crecimiento, como se explicó previamente, no fue posible trabajar con los mismos períodos de edad. De todas maneras, las edades de las clases adulta (164-214 años) y madura (≥ 264 años) del presente Capítulo se asemejan a las clases adulta (150-270 años) y madura (> 270 años) de los capítulos anteriores.

Luego de la selección de los árboles, en el campo se tomaron de 3 a 4 muestras a la altura del pecho de cada árbol seleccionado mediante las facilidades de un barreno de incrementos de 5 mm de diámetro. Las muestras se colocaron sobre un soporte especial y fueron delicadamente pulidas para lograr una perfecta identificación anatómica del límite entre los anillos de crecimiento. Posteriormente, los anillos de crecimiento fueron identificados visualmente y datados según protocolos dendrocronológicos tradicionales (Stokes & Smiley, 1968). Luego, la calidad de la datación fue controlada mediante comparaciones entre los patrones de crecimiento de las series y entre éstas y cronologías desarrolladas anteriormente para los mismos sitios. Aquellas muestras que presentaron límites entre anillos de crecimiento más claros y definidos y no presentaron madera de compresión u otra anomalía, fueron finalmente seleccionadas para el análisis de isótopos.

Para el período entre 1900 y 2014 se analizaron segmentos de madera de 5 anillos de crecimiento (pentadas). Estas pentadas se separaron manualmente bajo lupa usando un bisturí, controlando la exacta separación del leño temprano y tardío entre los anillos sucesivos. Cada pentada fue analizada por separado. La α -celulosa de la madera fue

extraída de cada una de las pentadas para evitar las variaciones isotópicas causadas por contenidos variables de fracciones estructurales (lignina, hemicelulosas) de la pared celular y otras no estructurales (resinas o residuo salino, comúnmente llamados extractivos; [Pereira et al., 2003](#)). Genéricamente, el término madera contempla el conjunto de componentes estructurales y no estructurales. La α -celulosa es un polisacárido compuesto de largas cadenas de $\beta(1,4)$ de unidades unidas de D-glucosa. En el concepto global de la celulosa de la madera, dos distinciones se reconocen: α -celulosa y hemicelulosa, la que se compone de β -celulosa y γ -celulosa. De los dos tipos de celulosa, la α -celulosa tiene el mayor grado de polimerización y es la más estable, además de ser el mayor componente en la madera ([Fenge & Wegener, 1989](#)). Por ello se la seleccionó en este trabajo para los estudios de composición isotópica en la madera. Para aislar la α -celulosa se empleó un proceso de digestión que involucra soluciones de hidróxido de sodio y clorito de sodio acidificado con ácido acético, los cuales eliminan los contenidos estructurales y no estructurales diferentes a la celulosa ([Loader et al., 1997](#)). Este proceso corresponde a metodologías estándar utilizadas en madera ([Wieloch et al., 2011](#); [Schollaen et al., 2015](#)). A continuación, las microfibrillas de celulosa, y entre ellas, las de α -celulosa, fueron homogeneizadas con un dispositivo ultrasónico y luego se liofilizaron. Efectuado este proceso, fueron pesados con balanza de alta precisión entre 180 y 220 microgramos de material correspondiente a cada pentada, lo que posteriormente fue envasado en pequeñas cápsulas de estaño. Las mediciones de isótopos se realizaron en un espectrómetro de masas. Las composiciones isotópicas de los anillos de crecimiento se expresaron en relación al contenido $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ del material de referencia estándar conocido como Vienna Pee-Dee Belemnite (V-PDB) ([Coplen, 1996](#)) y se expresaron en notación delta (δ) en por mil (‰). Se analizaron además dos estándares analíticos (celulosa, $\delta^{13}\text{C} = -23,03\text{‰}$; grafito, $\delta^{13}\text{C} = -21,36\text{‰}$) cada 10 muestras para determinar la precisión de los análisis, que fue de 0,12 ‰.

4.3.3. Cálculos de $\Delta^{13}\text{C}$, C_i y $EiUA$

Durante el proceso de fijación de carbono en las plantas, algunos fraccionamientos asociados con procesos físicos y enzimáticos inducen a que la materia orgánica quede empobrecida en ^{13}C en comparación con los contenidos de este isótopo en la atmósfera terrestre. Modelos de discriminación isotópica del carbono ($\Delta^{13}\text{C}$) propuestos por Farquhar et al. ([1982, 1989](#)) muestran que el $\Delta^{13}\text{C}$ está relacionado con la concentración de CO_2

intercelular (C_i) y con la concentración atmosférica de CO_2 (C_a), como se define en la siguiente ecuación:

$$\Delta^{13}C (\text{‰}) = a + (b - a) (C_i / C_a) \text{ (Ecuación 4.1)}$$

donde "a" es la discriminación contra el $^{13}CO_2$ durante la difusión de CO_2 a través de los estomas (4,4 ‰) y "b" es la discriminación contra el $^{13}CO_2$ asociada con la carboxilación (27 ‰).

Luego, mediante la ecuación propuesta por Francey y Farquhar (1982), se determinó la concentración intercelular de CO_2 (C_i) ($\mu\text{mol.mol}^{-1}$) como sigue:

$$C_i = C_a [(\delta^{13}C_{\text{árbol}} - \delta^{13}C_{\text{atm}} + a) / (a - b)] \text{ (Ecuación 4.2)}$$

donde $\delta^{13}C_{\text{árbol}}$ y $\delta^{13}C_{\text{atm}}$ es la relación isotópica de los árboles y la atmósfera, respectivamente.

Finalmente, la Eficiencia intrínseca del Uso del Agua (EiUA), que se define como la relación entre la tasa de asimilación neta (A) y la conductancia estomática al vapor de agua (g) (Ehleringer, 1993), se calculó mediante la siguiente ecuación:

$$EiUA = C_a (1 - (C_i / C_a)) 0,625 \text{ (Ecuación 4.3)}$$

El resultado de esta ecuación expresa los valores en $\mu\text{mol.mol}^{-1}$ (McCarroll & Loader, 2004).

Los valores de $\delta^{13}C_{\text{atm}}$ y C_a se obtuvieron de McCarroll y Loader (2004) para el período 1900-2003 y del sitio web Scripps CO_2 (<http://scrippsco2.ucsd.edu/>) para el período 2004-2014.

4.3.4 Cronologías de ancho de anillos de crecimiento

Se desarrollaron previamente ocho cronologías de ancho de anillos de crecimiento (una por cada sitio y por cada clase de edad) incluyendo todos los árboles correspondientes a la clase de edad madura (≥ 264 años) y adulta (≤ 214 años). Las mediciones de ancho de anillos de crecimiento se convirtieron en incrementos de área basal (IAB) mediante el empleo de la misma ecuación mencionada en la Sección 2.3.5.2 del Capítulo II. Las características de las cronologías de IAB se muestran en la Tabla 4.2.

Tabla 4.2. Características de las cronologías de incremento de área basal (IAB) de *Araucaria araucana*.

	Sitios méxicos				Sitios xéricos			
	CV Adulto	CV Maduro	RC Adulto	RC Maduro	PP Adulto	PP Maduro	RA Adulto	RA Maduro
Árboles/series	22/41	18/33	28/56	8/17	9/16	18/33	24/47	33/65
Período de tiempo	1830- 2012	1476- 2012	1800- 2013	1648- 2012	1834- 2008	1277- 2008	1790- 2007	1304- 2007
ICS	0,481	0,501	0,552	0,552	0,534	0,523	0,427	0,436
EPS ≥ 0.85	1888- 2012	1613- 2012	1839- 2013	1713- 2012	1834- 2008	1709- 2008	1858- 2007	1633- 2007

ICS: Intercorrelación de las series, EPS: Expressed Population Signal, CV: Cavihue, RC: Rucachoroi, PP: Primeros Pinos, RA: Río Agrio

4.3.5 Escenarios teóricos de EiUA

Bajo los tres escenarios teóricos propuestos por Saurer et al. (2004), que reflejan las diferentes respuestas de intercambio de gas de los árboles, se calcularon las tendencias temporales de la Eficiencia intrínseca del Uso del Agua (EiUA). Los diferentes escenarios difieren principalmente en el grado en que el aumento en la concentración intercelular de CO₂ (C_i) sigue al aumento en la concentración atmosférica de CO₂ (C_a), reflejando así la respuesta más activa o pasiva de los árboles al aumento de la concentración de CO₂ en la atmósfera. En el escenario 1, C_i permanece constante a lo largo del tiempo (C_i = constante) y consecuentemente la relación C_i/C_a disminuye y la EiUA aumenta. En el escenario 2, C_i aumenta proporcionalmente a C_a (C_i/C_a = constante) y la EiUA también aumenta pero más lentamente que en el escenario 1. Finalmente, en el escenario 3, C_i aumenta a la misma velocidad que C_a (C_a-C_i = constante) y la EiUA permanece constante a lo largo del tiempo. Los valores de C_a se tomaron de la bibliografía y de la web como se explicó anteriormente, mientras que el nivel de partida para C_i en todos los escenarios fue el primer valor de C_i de cada cronología de C_i correspondiente al período 1900-1904. Estos escenarios se utilizaron como una guía para interpretar la respuesta de los árboles al aumento de C_a en diferentes clases de edad y condiciones de sitio.

4.3.6 Análisis estadísticos

Las tendencias en los valores de $\delta^{13}\text{C}$, $\Delta^{13}\text{C}$, C_i, EiUA, IAB, C_a y variables climáticas durante el siglo XX se analizaron mediante la prueba de tendencia no paramétrica de Mann-Kendall utilizando la función mkTrend del paquete de R “fume” (Santander Meteorology group, 2012). También se determinó la pendiente de Sen (Sen, 1968) de las

tendencias. Además, con el fin identificar un posible cambio en la tendencia central de las series a lo largo del tiempo, se realizó la prueba no paramétrica de Pettitt ([Pettitt, 1979](#)). Estos métodos se explican en detalle en la Sección 2.3.6 del Capítulo II. Además, para aquellas series que presentaron un punto de cambio en la tendencia central, se calculó la diferencia entre las dos pendientes de Sen después y antes del punto de cambio para determinar la magnitud del cambio en la tendencia.

Por otra parte, para comparar las respuestas de los árboles al incremento de C_a entre los diferentes sitios y clases de edad se utilizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis, y las diferencias se probaron mediante la prueba *post-hoc* de Dunn. Por otra parte, los valores de $\delta^{13}C$, $\Delta^{13}C$, C_i y la EiUA entre las clases de edad en cada uno de los sitios y los valores de $\delta^{13}C$ entre ambientes méxicos y xéricos fueron analizados usando correlaciones de Pearson.

Las relaciones entre EiUA, $\Delta^{13}C$, incremento de área basal (IAB), C_a y temperatura máxima de verano (de noviembre a enero) se analizaron mediante regresiones lineales simples. Las temperaturas máximas de verano, los valores de C_a y de IAB se promediaron en períodos de 5 años durante el último siglo para compararlos con los valores de EiUA. Todos los análisis estadísticos se realizaron bajo el entorno informático y estadístico de R ([R Core Team, 2016](#)).

4.4 RESULTADOS

4.4.1 Variaciones en variables climáticas

Para el período 1901-2013, el sitio xérico Primeros Pinos presentó extremos de precipitación anual total entre 352 y 929 mm y un valor medio de 598 ± 138 mm (media \pm Desviación Estándar, DE). En el sitio méxico Rucachoroi, la precipitación anual total varió entre 506 y 1323 mm y presentó una media de 877 ± 179 mm. Por otro lado, y debido a que el mismo punto grillado se consideró para Caviahue y Río Agrio, como se explicó anteriormente, ambos sitios presentaron una precipitación anual total entre 393 y 1042 mm y un valor medio de 714 ± 157 mm. Además, la temperatura media anual varió entre 7,2 y 9,4 °C con una media de $8,3 \pm 0,4$ °C durante el mismo período para el sitio Primeros Pinos. Para Rucachoroi, la temperatura media anual mínima y máxima registrada fue de 6,8 y 9,1 °C, respectivamente, y presentó una media de $7,9 \pm 0,5$ °C. Para los sitios Caviahue y Río Agrio, los valores variaron entre 7,4 y 9,8 °C y la media fue de $8,6 \pm 0,4$

°C. En consecuencia, Primeros Pinos y Rucachoroi parecerían ser los sitios más secos y húmedos, respectivamente, mientras que Caviahue y Río Agrio fueron los más cálidos y Rucachoroi el más frío. Esto concuerda con la ubicación geográfica de cada sitio en relación al gradiente topoclimático cordillera-estepa (Fig. 2.2).

La prueba de tendencias de Mann-Kendall mostró una tendencia creciente en la temperatura media anual durante el siglo XX en todos los sitios, mientras que sólo en Primeros Pinos esta tendencia fue significativa (pendiente = 0,058, p -valor = 0,03). Sin embargo, al considerar los registros de temperatura máxima anual todos los sitios mostraron incrementos significativos, siendo este aumento mayor en Primeros Pinos (pendiente = 0,007, p -valor = 0,02) comparado con Rucachoroi (pendiente = 0,006, p -valor = 0,04) y Caviahue y Río Agrio (pendiente = 0,005, p -valor = 0,04). Por otra parte, al analizar la temperatura máxima de verano (de noviembre a enero, período que corresponde ampliamente a la estación de crecimiento vegetal) se observó que para todos los sitios el incremento en la tendencia fue mayor que el incremento experimentado por la temperatura máxima anual (Fig. 4.3). A diferencia de las tendencias observadas en la temperatura, la precipitación total anual no evidenció tendencias significativas durante el último siglo en ninguno de los sitios considerados (p -valores > 0,05) (datos no mostrados).

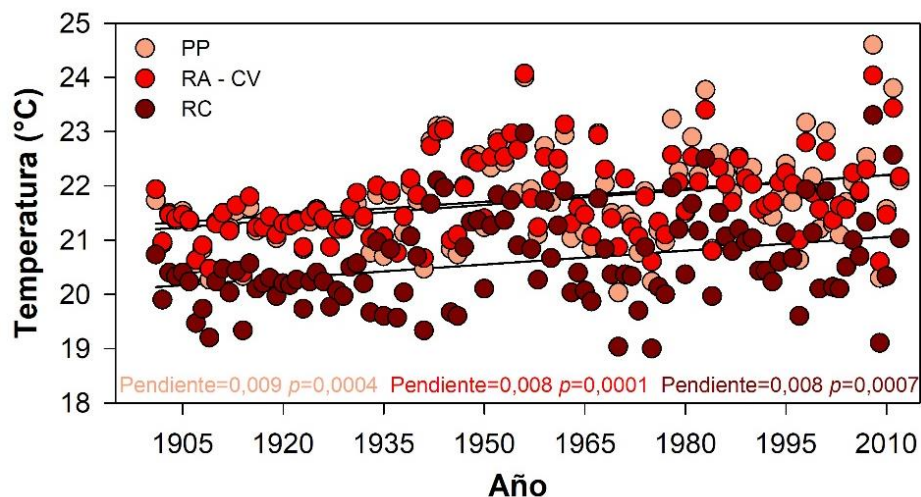


Figura 4.3. Temperatura máxima media mensual de verano (de noviembre a enero, período que corresponde a la estación de crecimiento) durante el último siglo para los sitios Primeros Pinos (PP), Caviahue (CV), Río Agrio (RA) y Rucachoroi (RC). Se muestran las pendientes de Sen (línea continua) y p -valores después de la prueba de tendencia de Mann-Kendall.

4.4.2 Variaciones temporales en $\delta^{13}\text{C}$, $\Delta^{13}\text{C}$, C_i , EiUA e IAB

La Figura 4.4 muestra que los valores de $\delta^{13}\text{C}$, $\Delta^{13}\text{C}$, C_i y EiUA experimentaron tendencias similares en ambas clases de edad en cualquiera de los sitios considerados durante los últimos cien años, aunque los valores difirieron entre ellos. El $\delta^{13}\text{C}$ en los anillos de los árboles disminuyó de acuerdo con los cambios observados en la curva $\delta^{13}\text{C}_{\text{atm}}$. Además, la concentración de CO_2 dentro de las células (C_i) aumentó significativamente, aunque este aumento fue menor que el aumento en la concentración atmosférica de CO_2 (C_a), principalmente durante la segunda mitad del siglo pasado. La EiUA aumentó notoriamente en ambas clases de edad en todos los sitios (Fig. 4.4). Los resultados de los análisis de tendencias en la Tabla 4.3 mostraron que $\delta^{13}\text{C}$ en los anillos de crecimiento presentaron disminuciones significativas a lo largo del tiempo, mientras que C_i y la EiUA, presentaron tendencias positivas y significativas en todas las clases de edad y sitios. La EiUA aumentó un 32,7%, 27,7%, 33,9% y 29,9% entre 1900 y 2014 para árboles adultos de Caviahue, Rucachoroi, Río Agrio y Primeros Pinos, respectivamente, mientras que en el mismo período los árboles maduros de los mismos sitios presentaron incrementos del 34,3 %, 41,4%, 33,4% y 32,9%, respectivamente. Estos aumentos fueron cercanos a la magnitud en el aumento en C_a que fue del 32,5%, mostrando una respuesta activa de los árboles a un mayor contenido de CO_2 disponible en la atmósfera. Además, el $\Delta^{13}\text{C}$ (discriminación de ^{13}C) presentó tendencias negativas tanto en árboles adultos como maduros en los dos sitios de condiciones méxicas, siendo no significativa en el caso de árboles adultos del sitio Rucachoroi (Tabla 4.3). Las tendencias de $\Delta^{13}\text{C}$ para los sitios xéricos fueron positivas pero no significativas para ambas clases de edad de Primeros Pinos y árboles maduros de Río Agrio mientras que los árboles adultos de Río Agrio mostraron una disminución significativa. Por otro lado, al analizar las variaciones del incremento de área basal (IAB) durante el siglo pasado, los árboles adultos de todos los sitios experimentaron tendencias positivas y significativas. Los árboles maduros de Caviahue, Rucachoroi y Primeros Pinos mostraron tendencias negativas pero sólo significativas en Rucachoroi, mientras que el incremento de área basal (IAB) de los árboles adultos de Río Agrio aumentó significativamente (Tabla 4.3, Fig. 4.5 y 4.6). Las variables atmosféricas $\delta^{13}\text{C}_{\text{atm}}$ y C_a también presentaron tendencia negativa ($\text{tau} = -1$, $p\text{-valor} < 0,0001$, pendiente de Sen = -0,07) y positiva ($\text{tau} = 1$, $p\text{-valor} < 0,0001$, pendiente Sen = 3,61), respectivamente (Fig. 4.4).

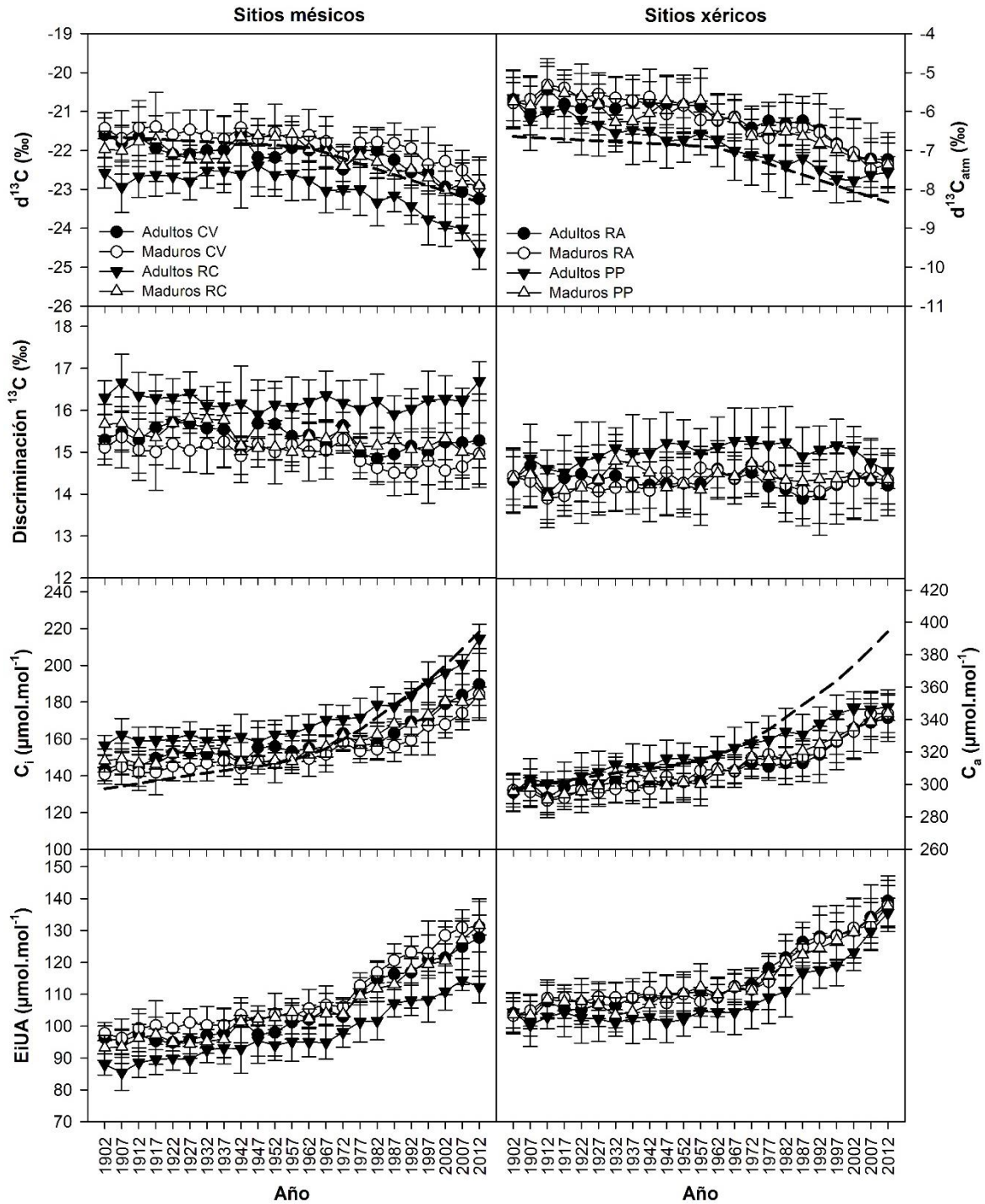


Figura 4.4. Variaciones en los valores de $\delta^{13}\text{C}$, $\Delta^{13}\text{C}$, concentración intercelular de CO_2 (C_i) y Eficiencia intrínseca del Uso del Agua (EiUA) de *Araucaria araucana* desde 1900 a 2014, estimados para grupos de 5 años (pentadas). Las barras indican las desviaciones estándar. También se muestran las variaciones en $\delta^{13}\text{C}_{\text{atm}}$ y concentración atmosférica de CO_2 (C_a) (líneas discontinuas, eje derecho) (Códigos de sitio: CV: Caviahue, RC: Rucachoroi, PP: Primeros Pinos, RA: Río Agrio).

Tabla 4.3. Resultados del análisis de tendencias basados en el test de Mann-Kendall para diferentes parámetros, expresados como valores negativos o positivos de tau que indican una tendencia decreciente o creciente, respectivamente.

Parámetros		Sitios mésicos				Sitios xéricos			
		CV	CV	RC	RC	PP	PP	RA	RA
		Adulto	Maduro	Adulto	Maduro	Adulto	Maduro	Adulto	Maduro
$\delta^{13}\text{C}$	tau	-0,59	-0,74	-0,61	-0,53	-0,88	-0,72	-0,73	-0,76
	Z	-3,91	-4,91	-2,56	-2,53	-5,86	-3,52	-3,45	-5,07
	Pendiente de Sen	-0,05***	-0,04***	-0,07*	-0,05**	-0,09***	-0,09***	-0,06***	-0,09***
$\Delta^{13}\text{C}$	tau	-0,35	-0,49	-0,15	-0,46	0,28	0,08	-0,23	0,24
	Z	-2,32	-3,28	-1,00	-4,89	1,35	0,48	-2,62	1,21
	Pendiente de Sen	-0,02*	-0,03**	-0,01 _{ns}	-0,03***	0,02 _{ns}	0,00 _{ns}	-0,01**	0,02 _{ns}
C_i	tau	0,85	0,89	0,83	0,72	0,93	0,83	0,85	0,88
	Z	3,39	4,16	3,37	3,07	4,42	4,36	3,42	4,39
	Pendiente de Sen	1,38***	1,26***	1,81***	1,53**	2,02***	1,88***	1,40***	1,86***
EiUA	tau	0,88	0,92	0,91	0,88	0,69	0,80	0,91	0,83
	Z	3,70	3,51	3,81	3,51	2,65	3,1	3,90	3,45
	Pendiente de Sen	1,54***	1,53***	1,21***	1,46***	1,04**	1,35**	1,39***	1,24***
IAB	tau	0,82	-0,02	0,66	-0,33	0,51	-0,01	0,82	0,39
	Z	12,44	-0,21	5,14	-3,14	2,67	-0,14	6,68	5,25
	Pendiente de Sen	0,01***	-0,00 _{ns}	0,01***	-0,02**	0,13**	-0,00 _{ns}	0,08***	0,015***

C_i : concentración intercelular de CO_2 , EiUA: Eficiencia intrínseca del Uso del Agua, IAB: incremento de área basal, CV: Cavihue; RC: Rucachoroi; PP: Primeros Pinos; RA: Río Agrio

Niveles de significancia: *, $p < 0,05$; **, $p < 0,01$; ***, $p < 0,001$; *ns*, no significativo

Además, se observó que algunos parámetros han experimentado cambios en la tendencia durante los últimos cien años. La Tabla 4.4 muestra los puntos de cambio (años que representan la mitad de las pentadas) en los que la serie presentó un cambio significativo en la tendencia. Para las series de $\delta^{13}\text{C}$, $\Delta^{13}\text{C}$, C_i y EiUA estos puntos de cambio se registraron entre 1937 (pentada 1935-1939) y 1972 (pentada 1970-1974), ubicándose el 67% de ellos entre 1952 (pentada 1950-1954) y 1962 (pentada 1960-1964). Este período coincidió con el punto de cambio experimentado por $\delta^{13}\text{C}_{\text{atm}}$ (p -valor $< 0,001$) y C_a (p -valor $< 0,001$) en el año 1952 (pentada 1950-1954).

Por otra parte, la diferencia entre las pendientes después y antes del año de cambio en las series de $\delta^{13}\text{C}$ para cada clase de edad y sitio fueron de -0,146, -0,161, -0,129 y -0,01 para los árboles adultos de Cavihue, Rucachoroi, Río Agrio y Primeros Pinos, respectivamente, mientras que para los árboles maduros fueron de -0,082, -0,129, -0,067 y -0,102 para Cavihue, Rucachoroi, Río Agrio y Primeros Pinos, respectivamente. Estos valores están en el mismo rango que la diferencia en $\delta^{13}\text{C}_{\text{atm}}$ que fue de -0,118, excepto para los árboles adultos de Primeros Pinos y maduros de Cavihue y Río Agrio, que

presentaron valores mucho más bajos. De manera similar, la diferencia entre las pendientes en C_i fue de 1,593, 3,876, 2,488 y 1,133 para árboles adultos de Caviahue, Rucachoroi, Río Agrio y Primeros Pinos, respectivamente, mientras que para árboles maduros fueron de 1,817, 3,123, 1,638 y 2,402 para Caviahue, Rucachoroi, Río Agrio y Primeros Pinos, respectivamente. En todos los casos, las diferencias de pendiente en C_i fueron inferiores a 5,877, que es la diferencia observada en C_a . Las diferencias en la EiUA de árboles adultos y maduros fueron de 2,038 y 2,451 en Caviahue, de 0,884 y 1,77 en Rucachoroi, de 2,18 y 2,668 en Río Agrio, y de 2,811 y 2,495 en Primeros Pinos, respectivamente. Se observó que los árboles adultos presentaron diferencias menores que los árboles maduros, excepto en Primeros Pinos.

Tabla 4.4. Punto de cambio (año que representa el centro de la pentada) basado en la prueba de Pettitt para los diferentes parámetros.

Parámetros		Sitios mésicos				Sitios xéricos			
		CV Adulto	CV Maduro	RC Adulto	RC Maduro	PP Adulto	PP Maduro	RA Adulto	RA Maduro
$\delta^{13}\text{C}$	K	102	130	130	120	130	126	132	132
	Año	(1967)*	(1962)***	(1962)***	(1967)**	(1957)***	(1962)**	(1962)***	(1952)***
$\Delta^{13}\text{C}$	K	106	118	82	114	88	48	76	82
	Año	(1972)**	(1972)**		(1937)**				
C_i	K	126	132	132	130	132	132	132	132
	Año	(1942)**	(1952)***	(1952)***	(1962)***	(1957)***	(1957)***	(1952)***	(1952)***
EiUA	K	132	132	126	128	130	128	130	130
	Año	(1957)***	(1957)***	(1942)**	(1947)***	(1952)***	(1947)***	(1962)***	(1962)***
IAB	K	3128	686	2714	2166	2524	782	2832	1777
	Año	(1955)***		(1943)***	(1965)***	(1939)***		(1947)***	(1962)***

C_i : concentración intercelular de CO_2 , EiUA: Eficiencia intrínseca del Uso del Agua, IAB: incremento de área basal, CV: Caviahue; RC: Rucachoroi; PP: Primeros Pinos; RA: Río Agrio

Niveles de significancia: *, $p < 0,05$; **, $p < 0,01$; ***, $p < 0,001$

Por otro lado, el incremento de área basal (IAB) presentó diferentes puntos de cambio entre 1939 y 1965. En todos los casos, excepto en árboles maduros de Rucachoroi, la pendiente de la tendencia después del punto de cambio fue menor que antes. Además, para los árboles adultos de Primeros Pinos la pendiente pasó de 0,294 (p -valor $< 0,0001$) a -0,029 (p -valor = 1279) y en árboles maduros de Río Agrio de 0,019 (p -valor = 0,0225) a -0,004 (p -valor = 8301) mostrando un cambio de tendencia de positivo a negativo (Fig. 4.5 y Fig. 4.6). A pesar que los árboles maduros de Rucachoroi mostraron una tendencia

positiva luego del punto de cambio, el crecimiento medio luego del punto de cambio fue menor que durante el período previo, lo que podría indicar una disminución en el crecimiento de los árboles durante la segunda mitad del siglo XX. Lo mismo podría estar sucediendo en árboles adultos de Primeros Pinos, donde se evidenció una tendencia negativa del crecimiento a partir de 1940 aproximadamente, a pesar que el crecimiento medio fue mayor que durante los primeras décadas del siglo pasado.

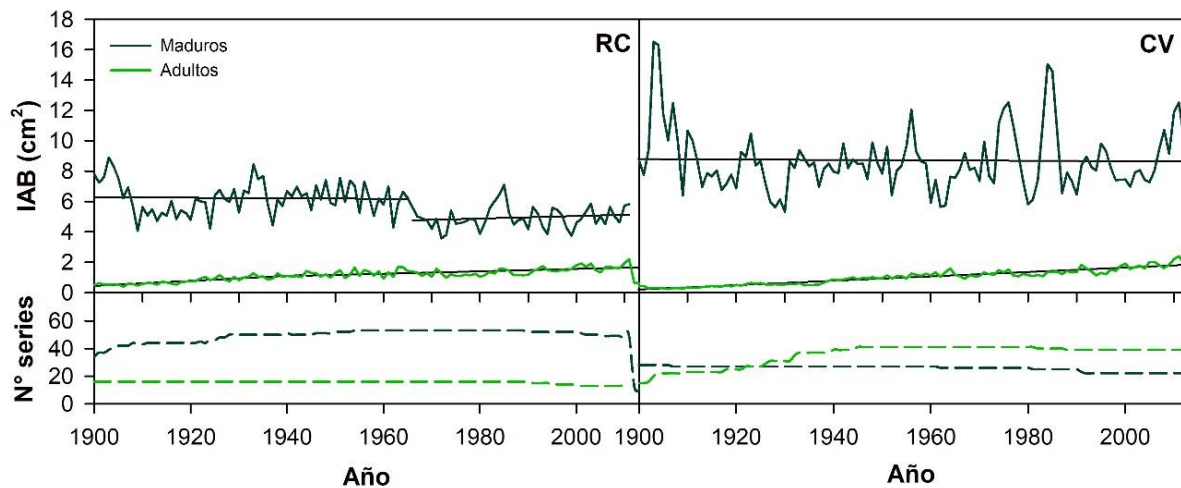


Figura 4.5. Incrementos de área basal (IAB) de árboles adultos y maduros de *Araucaria araucana* en los sitios méxicos Rucachoroi (RC) y Cavihue (CV). Se muestran las tendencias antes y después del punto de cambio. Las líneas cortadas en la parte inferior de cada curva de IAB indican el tamaño muestral.

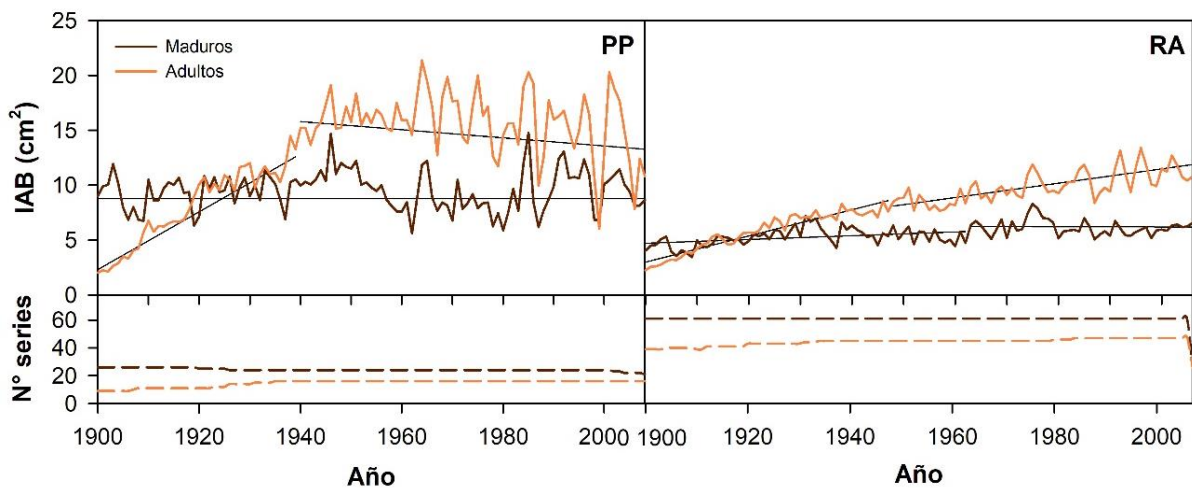


Figura 4.6. Incrementos de área basal (IAB) de árboles adultos y maduros de *Araucaria araucana* de los sitios xéricos Primeros Pinos (PP) y Río Agrio (RA). Se muestran las tendencias antes y después del punto de cambio. Las líneas cortadas en la parte inferior de cada curva de IAB indican el tamaño muestral.

4.4.3 $\delta^{13}\text{C}$, $\Delta^{13}\text{C}$, C_i , $E_i\text{UA}$ e IAB entre sitios

Aunque las tendencias mostradas para los diferentes parámetros fueron en general las mismas para ambas clases de edad y todos los sitios, la magnitud de los valores difirió entre ellos dependiendo de las condiciones del sitio. Las fluctuaciones de $\delta^{13}\text{C}$ ocurrieron de forma sincrónica entre los dos sitios de condiciones xéricas y los dos de condiciones mésicas, y entre las dos condiciones ambientales entre sí, coherencia que fue confirmada por el análisis de correlación de Pearson de las series de $\delta^{13}\text{C}$ medio (Fig. 4.7). En general, los sitios xéricos presentaron valores más altos de $\delta^{13}\text{C}$ (menos negativos) que los mésicos, sin embargo, para cada condición ambiental, los sitios situados en latitudes más bajas (Caviahue y Río Agrio) presentaron mayor $\delta^{13}\text{C}$ que los localizados en latitudes más altas (Rucachoroi y Primeros Pinos). Además, al analizar la magnitud de los diferentes parámetros, se observó que la condición mésica presentó valores menores de $\delta^{13}\text{C}$ ($-22,30 \pm 0,81 \text{ ‰}$, media \pm DE) que la xérica ($-21,36 \pm 0,85 \text{ ‰}$), siendo C_i mayor en la mésica ($160,34 \pm 16,29 \mu\text{mol mol}^{-1}$) que en la xérica ($146,35 \pm 16,19 \mu\text{mol mol}^{-1}$). Los valores de $\Delta^{13}\text{C}$ fueron $15,47 \pm 0,74 \text{ ‰}$ y $14,49 \pm 0,68 \text{ ‰}$ en la condición mésica y xérica, respectivamente, mientras que la $E_i\text{UA}$ fue mayor en los sitios xéricos ($113,32 \pm 11,61 \mu\text{mol mol}^{-1}$) que en los mésicos ($104,57 \pm 12,21 \mu\text{mol mol}^{-1}$).

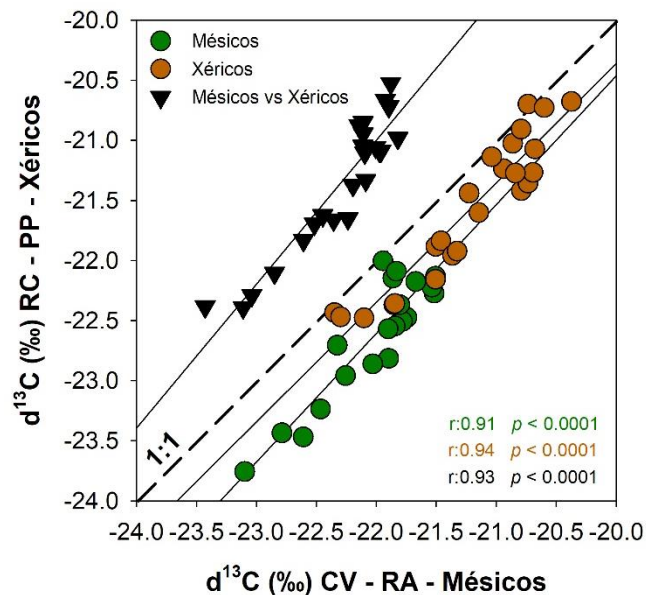


Figura 4.7. Correlaciones entre los valores medios de $\delta^{13}\text{C}$ en madera de *Araucaria araucana* para los dos sitios de cada condición ambiental (CV vs RC y RA vs PP) y entre las dos condiciones de sitio (mésicas vs xéricas). La línea rayada representa la relación 1:1. Se muestran los coeficientes de correlación de Pearson y los valores de p . (Códigos de sitio: CV: Caviahue, RC: Rucachoroi, RA: Río Agrio, PP: Primeros Pinos).

Por otra parte, en la Figura 4.4 se observó que la EiUA presentó más variación en los sitios mésicos que en los sitios xéricos a lo largo del tiempo, sobre todo durante la segunda mitad del siglo XX. En este sentido, la Figura 4.8 muestra que la desviación estándar de la EiUA permaneció relativamente constante hasta 1975 aproximadamente, año después del que aumentó significativamente en ambas condiciones, siendo tal aumento más fuerte en la condición mésica. Además, el incremento de área basal (IAB) también mostró valores más altos ($9,05 \pm 3,93 \text{ cm}^2$) en la condición xérica que en la mésica ($4,13 \pm 3,47 \text{ cm}^2$) para el período 1900-2013. La prueba de Kruskal-Wallis indicó que todos los parámetros presentaron diferencias significativas entre ambas condiciones ambientales (p -valores $< 0,0001$).

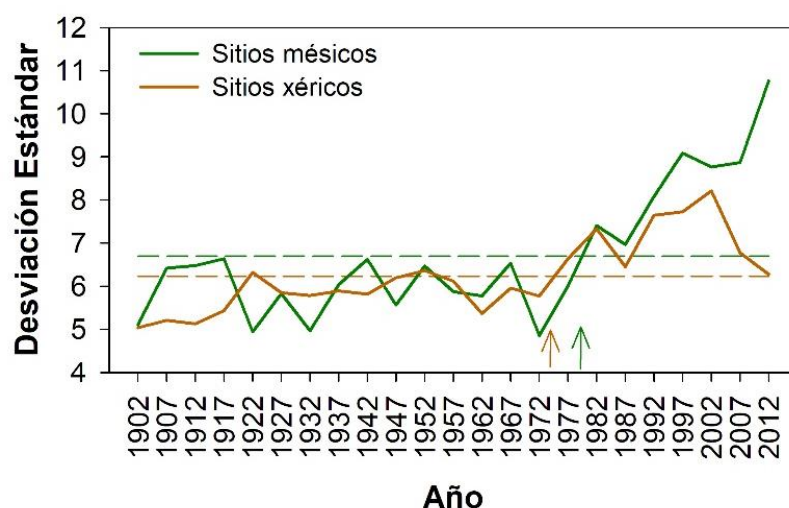


Figura 4.8. Desviaciones estándar de la Eficiencia intrínseca del Uso del Agua (EiUA) de *Araucaria araucana* desde 1900 a 2014 de la condición mésica y xérica. Las líneas rayadas indican el valor medio de todo el período. Las flechas indican los años en los que se observó un cambio en la tendencia después de la prueba de Pettitt.

Al analizar la diferencia entre los sitios se observó que todos los parámetros fueron estadísticamente diferentes para cada sitio, excepto para la EiUA (Fig. 4.9). En general, los sitios mésicos presentaron valores más altos de $\Delta^{13}\text{C}$ y C_i que los xéricos, mientras que el $\delta^{13}\text{C}$, EiUA e incremento de área basal (IAB) fueron mayores en los ambientes xéricos que en los mésicos. Además, Río Agrio mostró la media más alta de la EiUA y $\delta^{13}\text{C}$ y la media más baja de $\Delta^{13}\text{C}$ y C_i , mientras que Rucachoroi mostró la media más baja de la EiUA y $\delta^{13}\text{C}$ y la media más alta de $\Delta^{13}\text{C}$ y C_i . El valor medio más alto del incremento de área basal (IAB) se observó en Primeros Pinos y el más bajo en Rucachoroi.

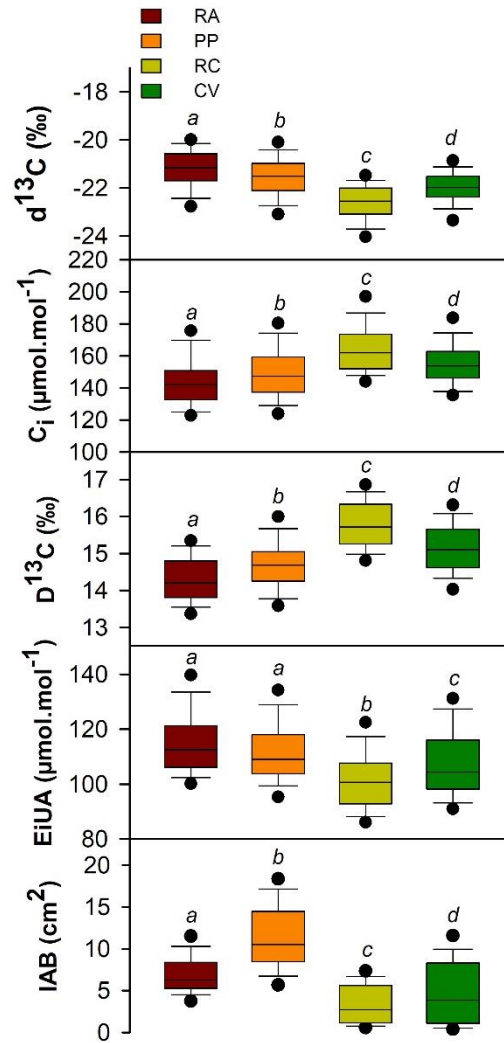


Figura 4.9. Gráficos de cajas de los valores de $\delta^{13}C$, $\Delta^{13}C$, concentración intercelular de CO_2 (C_i), Eficiencia intrínseca del Uso del Agua (EiUA) (período 1900-2014) e incremento de área basal (IAB) (período 1900-2013) de árboles de *Araucaria araucana* de los sitios Río Agrio (RA), Primeros Pinos (PP), Cavihue (CV) y Rucachoroi (RC). Letras diferentes indican diferencias significativas entre los sitios basadas en la prueba *post-hoc* de Dunn después del análisis de Kruskal-Wallis.

4.4.4 $\delta^{13}C$, $\Delta^{13}C$, C_i y EiUA entre clases de edad

Los coeficientes de correlación de Pearson indicaron que $\delta^{13}C$, C_i y la EiUA presentaron casi las mismas variaciones a lo largo del tiempo entre las dos clases de edad en cada sitio (Tabla 4.5), mientras que $\Delta^{13}C$ sólo mostró una correlación significativa en el sitio Cavihue. Por otra parte, cuando se comparó la EiUA entre las clases de edad, se observó que los árboles adultos mostraron valores más bajos que los maduros en todos los sitios, excepto en Río Agrio donde no se observaron diferencias significativas entre las clases de edad (Fig. 4.10). Estos resultados indicaron que no hubo diferencias significativas en las

tendencias y variaciones entre las clases de edad en cada sitio de estudio, pero hubo diferencias en la magnitud de los valores.

Tabla 4.5. Coeficientes de correlación de Pearson de diferentes parámetros entre las dos clases de edad (adultos vs maduros) de árboles de *Araucaria araucana* de cada sitio.

Parámetros	Sitios mésicos		Sitios xéricos	
	CV	RC	RA	PP
$\delta^{13}\text{C}$	0,91***	0,86***	0,94***	0,90***
$\Delta^{13}\text{C}$	0,74***	0,20 <i>ns</i>	0,38 <i>ns</i>	0,36 <i>ns</i>
C_i	0,98***	0,96***	0,98***	0,96***
EiUA	0,99***	0,97***	0,98***	0,97***

C_i : Concentración intercelular de CO_2 , EiUA: Eficiencia intrínseca del Uso del Agua, CV: Cavihue, RC: Rucachoroi, RA: Río Agrio, PP: Primeros Pinos

Niveles de significancia: *, $p < 0,05$; **, $p < 0,01$; ***, $p < 0,001$; *ns*, no significativo

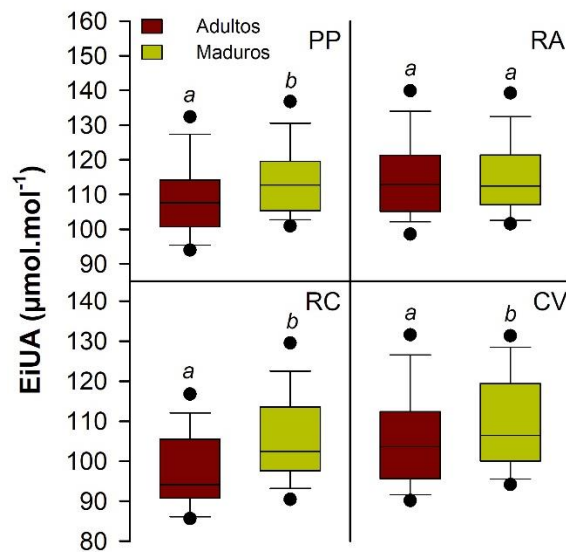


Figura 4.10. Gráficos de cajas de los valores de Eficiencia intrínseca del Uso del Agua (EiUA) de árboles de *Araucaria araucana* de diferentes clases de edad (adultos y maduros) de los sitios Río Agrio (RA), Primeros Pinos (PP), Cavihue (CV) y Rucachoroi (RC) para el período 1900-2014. Letras diferentes indican diferencias significativas entre las clases de edad basadas en la prueba *post-hoc* de Dunn después del análisis de Kruskal-Wallis.

4.4.5 Comparación entre escenarios teóricos y observados de EiUA

Los tres posibles escenarios fueron estimados para ambas clases de edad y los cuatro sitios (Fig. 4.11). En todos los casos los valores de EiUA observados estuvieron más

estrechamente relacionados con el escenario 2, en el que la relación C_i/C_a permanece constante. Este escenario representa una activa respuesta de los árboles frente al aumento de C_a , con el consecuente aumento de la EiUA.

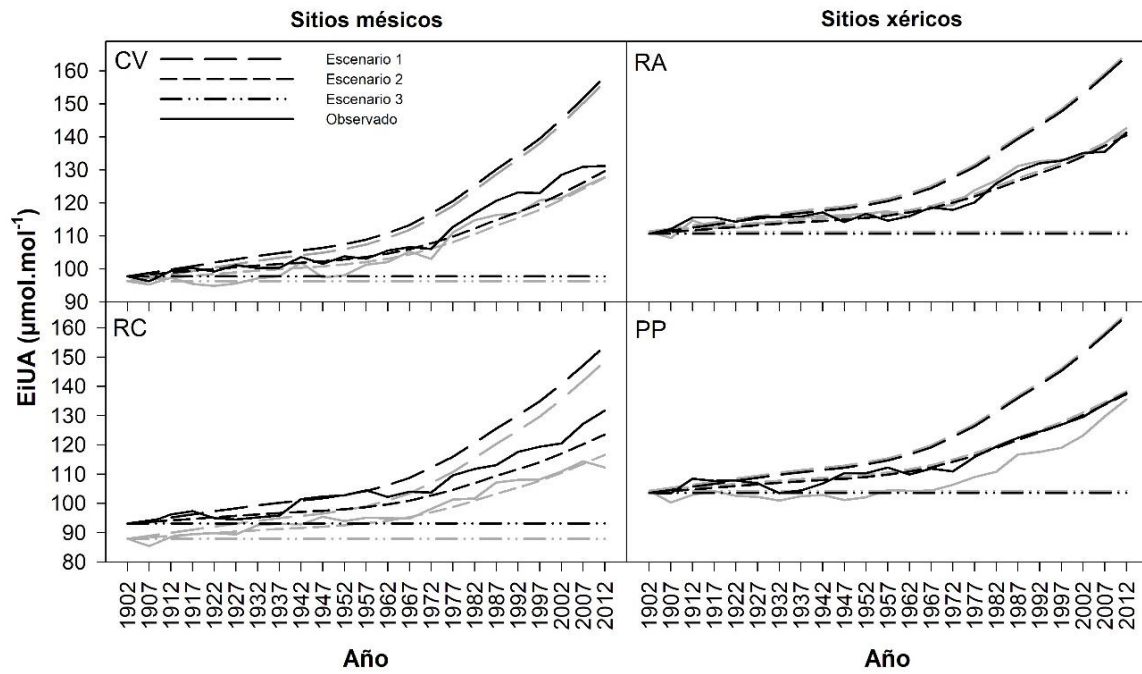


Figura 4.11. Valores observados de Eficiencia intrínseca del Uso del Agua (EiUA) de árboles adultos (líneas grises) y árboles maduros (líneas negras) de *Araucaria araucana* de diferentes sitios. Debido al aumento de la concentración atmosférica de CO_2 (C_a), se asumieron tres posibles escenarios para la regulación teórica del intercambio de gases en las plantas: (1) una concentración constante de CO_2 intercelular (C_i), (2) una constante relación C_i/C_a y (3) una constante relación C_a-C_i . (Códigos de sitio: CV: Cavihue, RC: Rucachoroi, RA: Río Agrio, PP: Primeros Pinos).

4.4.6 Relación entre EiUA, IAB, $\Delta^{13}C$, C_a y clima

Las regresiones que relacionan la concentración de CO_2 de la atmósfera (C_a) con el incremento de área basal (IAB) fueron positivas y significativas para los árboles adultos de los sitios mésicos y xéricos y para los árboles maduros de Río Agrio, mientras que para los árboles maduros de Rucachoroi la relación fue significativamente negativa. La relación entre C_a y la Eficiencia intrínseca del Uso del Agua (EiUA) fue positiva y significativa para ambas clases de edad en todos los sitios (Tabla 4.6), lo que evidencia la fuerte influencia de C_a en las respuestas de EiUA. Por otra parte, cuando se relacionó la EiUA con el incremento de área basal (IAB), sólo los árboles adultos de los sitios mésicos y los árboles del sitio Río Agrio presentaron una relación positiva y significativa. Por el

contrario, los árboles maduros de Rucachoroi presentaron una relación negativa. Además, la temperatura máxima media de noviembre a enero (T Máx) se relacionó con el incremento de área basal (IAB) mostrando una relación positiva y significativa sólo para árboles adultos de todos los sitios. La discriminación de ^{13}C ($\Delta^{13}\text{C}$) varió negativamente con la temperatura máxima media para todos los árboles de la condición mélica siendo la relación significativa sólo para los árboles maduros. En los sitios xéricos no hubo relaciones significativas entre estas variables. Además, cuando se relacionó la temperatura máxima con la EiUA, ambas clases de edad de los cuatro sitios presentaron una relación positiva y significativa (Tabla 4.6 y Fig. 4.12). Por otro lado, cuando se relacionó el $\Delta^{13}\text{C}$ con la precipitación total del verano, no se observó relación significativa en ninguna clase de edad o sitios (p -valores $> 0,05$), aunque los sitios xéricos presentaron en todos los casos relaciones positivas (datos no mostrados).

Tabla 4.6. Coeficientes de regresión de la relación entre diferentes variables. Las relaciones gráficas se presentan en Figura 4.12.

		Sitios mélicos				Sitios xéricos			
		CV Adulto	CV Maduro	RC Adulto	RC Maduro	PP Adulto	PP Maduro	RA Adulto	RA Maduro
C _a /IAB	a	-4,40	6,26	-2,07	11,85	-12,06	9,46	-21,13	-0,67
	b	0,02	0,01	0,01	-0,02	0,08	0,00	0,09	0,02
	R ²	0,87***	0,03 <i>ns</i>	0,69***	0,39**	0,19*	0,00 <i>ns</i>	0,77***	0,39**
C _a /EiUA	a	-14,73	-19,07	2,39	-18,85	1,06	1,44	-5,76	4,92
	b	0,37	0,39	0,29	0,38	0,33	0,34	0,37	0,34
	R ²	0,97***	0,98***	0,95***	0,97***	0,94***	0,97***	0,98***	0,96***
EiUA/IAB	a	-3,53	7,17	-2,23	10,75	-0,88	8,93	-18,95	-0,07
	b	0,04	0,01	0,03	-0,05	0,13	0,00	0,24	0,05
	R ²	0,82***	0,02 <i>ns</i>	0,75***	0,38**	0,05 <i>ns</i>	0,00 <i>ns</i>	0,76***	0,31**
T Máx/IAB	a	-16,78	5,77	-9,03	7,01	-110,38	0,99	-72,92	-8,93
	b	0,82	0,14	0,49	-0,07	5,68	0,39	3,73	0,67
	R ²	0,48**	0,00 <i>ns</i>	0,45**	0,00 <i>ns</i>	0,34**	0,03 <i>ns</i>	0,36**	0,13 <i>ns</i>
T Máx/ $\Delta^{13}\text{C}$	a	20,34	20,57	18,24	25,06	12,86	15,99	17,49	11,33
	b	-0,23	-0,26	-0,10	-0,47	0,10	-0,07	-0,15	0,14
	R ²	0,14 <i>ns</i>	0,19*	0,05 <i>ns</i>	0,61***	0,03 <i>ns</i>	0,03 <i>ns</i>	0,12 <i>ns</i>	0,07 <i>ns</i>
T Máx/EiUA	a	-178,54	-188,07	-115,48	-197,74	-129,82	-165,29	-173,77	-119,49
	b	13,06	13,65	10,34	14,72	11,00	12,87	13,27	10,77
	R ²	0,28**	0,27*	0,31**	0,38**	0,28**	0,37**	0,29**	0,22*

C_a: concentración atmosférica de CO₂, EiUA: Eficiencia intrínseca del Uso del Agua, T Máx: Temperatura máxima media de verano, de noviembre a enero, IAB: incremento de área basal, $\Delta^{13}\text{C}$: discriminación de ^{13}C , CV: Cavihue, RC: Rucachoroi, RA: Río Agrio, PP: Primeros Pinos

Niveles de significancia: *, $p < 0,05$; **, $p < 0,01$; ***, $p < 0,001$; *ns*, no significativo

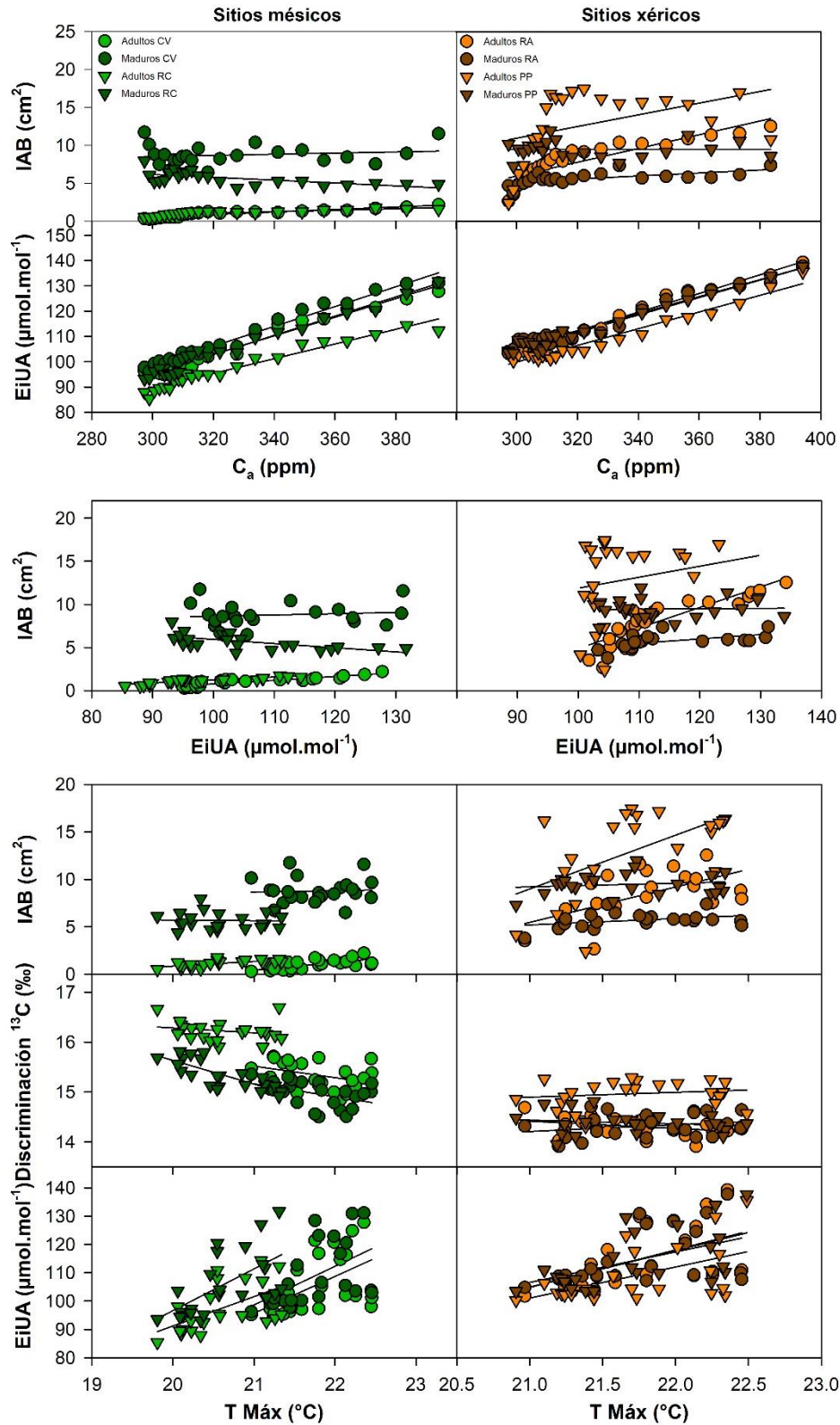


Figura 4.12. Relación entre Eficiencia intrínseca del Uso del Agua (EiUA), $\Delta^{13}\text{C}$, incremento de área basal (IAB), concentración atmosférica de CO_2 (C_a) y temperatura máxima media de verano (de noviembre a enero) (T Máx) correspondiente a árboles de *Araucaria araucana* adultos y maduros de los sitios Cavihue (CV), Rucachoroi (RC), Río Agrio (RA) y Primeros Pinos (PP). Los coeficientes de regresión se presentan en la Tabla 4.6.

4.5 DISCUSIÓN

4.5.1 Tendencias de largo plazo

El crecimiento y la composición isotópica de muchas especies de árboles y las variables climáticas muestran tendencias considerables durante el último siglo. En la región patagónica, algunos estudios mostraron que la temperatura y la variabilidad de las precipitaciones aumentaron durante el siglo XX (Villalba et al., 1998; Villalba et al., 2003, Mundo et al., 2012a), aunque estos cambios pueden variar en magnitud dependiendo de las condiciones locales o regionales. En este Capítulo, el análisis de tendencias mostró que la temperatura máxima media anual de todos los sitios considerados aumentó significativamente durante el último siglo, siendo estos aumentos más fuertes cuando se consideraron sólo las temperaturas máximas de verano (noviembre a enero), período que representa parte de la temporada de crecimiento vegetal en el hemisferio sur. Aunque las precipitaciones no mostraron ninguna tendencia significativa durante el siglo pasado para ninguno de los sitios considerados, las predicciones del cambio climático incluyen un aumento de la temperatura y una disminución de la precipitación en latitudes templadas durante los próximos 50 años (IPCC, 2007; Scarpati et al., 2011). Scarpati et al. (2011) también informaron que las precipitaciones mensuales acumuladas en el noroeste de la Patagonia presentaron tendencias negativas durante los meses cálidos del verano desde 1960, aproximadamente, lo que seguramente influye en la disponibilidad de agua en el suelo aumentando el déficit hídrico del mismo. Mundo et al. (2012a) también observaron tendencias negativas en la precipitación, aunque no significativas, y aumentos significativos de la temperatura en la región de distribución de *A. araucana* en Argentina durante el siglo pasado. Estos cambios ambientales pueden tener efectos sustanciales en el desarrollo y distribución de las plantas (Walther et al., 2002). Además, la concentración de CO₂ en la atmósfera (C_a) ha aumentado de 297 ppm en 1900 a 399 ppm en 2014 (Robertson et al., 2001; Keeling et al., 2015), lo que representa un aumento de alrededor del 34% en tan sólo un siglo. Este proceso ha sido considerado la causa principal del aumento de la temperatura a nivel mundial (Hansen et al., 2006), y la causa de este fenómeno está vinculada a la creciente quema de combustibles fósiles y cambios en el uso de la tierra (Kaplan et al., 2012). Simultáneamente, la relación ¹³C/¹²C en la atmósfera (δ¹³C_{atm}) ha disminuido aproximadamente 1,5% desde la industrialización debido al aumento de CO₂ empobrecido en ¹³C (McCarroll & Loader, 2004).

Dado estos cambios ambientales experimentados durante el siglo XX, los árboles del norte de Patagonia han respondido de diferentes maneras. Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ en los anillos de crecimiento de *A. araucana* mostraron una disminución como respuesta al aumento de la concentración atmosférica de CO_2 (C_a) y disminución del $\delta^{13}\text{C}_{\text{atm}}$, como se ha observado en muchas otras especies de árboles y sitios en todo el mundo, reflejando el carácter global de este fenómeno (p. ej., [Francey & Farquhar, 1982](#); [Leavitt & Lara, 1994](#); [Marshall & Monserud, 1996](#); [Feng, 1999](#); [Hietz et al., 2005](#); [Peñuelas et al., 2008](#); [Srur et al., 2008](#); [Andreu-Hayles et al. 2011](#); [Urrutia-Jalabert et al., 2015](#)). Por otra parte, la concentración intercelular de CO_2 (C_i) y la Eficiencia intrínseca del Uso del Agua (EiUA) de *A. araucana* mostraron un aumento considerable en todos los sitios y clases de edad (Fig. 4.4 y Tabla 4.3). La EiUA aumentó en promedio el 33% durante el último siglo, valor que se encuentra en el mismo rango que otros aumentos informados para otras especies y sitios durante casi el mismo período ([Bert et al., 1997](#); [Nock et al., 2011](#); [Tognetti et al., 2014](#); [Lévesque et al., 2014](#); [van der Sleen, 2015](#); [Lavergne et al., 2017](#)). La disminución significativa en la discriminación del ^{13}C ($\Delta^{13}\text{C}$) experimentada por árboles de Cavihue, árboles maduros de Rucachoroi y árboles adultos de Río Agrio indicó que estos árboles reaccionaron más activamente a los cambios climáticos y atmosféricos. Esto se debe a que el $\Delta^{13}\text{C}$ capta la variabilidad derivada sólo de respuestas fisiológicas a factores ambientales tales como temperatura, precipitación o ambos ([Silva & Anand, 2013](#)), y depende fuertemente de las condiciones del sitio donde uno o ambos factores influyen de manera significativa en los procesos fisiológicos ([Liu et al., 2007](#)). Esto también fue confirmado por las altas correlaciones negativas observadas entre los valores de $\Delta^{13}\text{C}$ y las temperaturas máximas medias de verano, principalmente en los sitios méxicos (Tabla 4.6, Fig. 4.12), lo que indica que a medida que aumenta la temperatura de la temporada de crecimiento, los árboles tienden a cerrar con más frecuencia sus estomas o a mejorar la tasa de asimilación de carbono o ambos fenómenos a la vez. En consecuencia, los árboles discriminan menos contra el ^{13}C . Esto también se reflejó en el mayor aumento de la EiUA experimentado por estos árboles (Tabla 4.3). Por otra parte, la precipitación no parecería tener influencia significativa sobre la discriminación ($\Delta^{13}\text{C}$), aunque en sitios xéricos la relación entre ellos fue en todos los casos positiva y mayor a la de los sitios méxicos (datos no mostrados). Esto indica que la precipitación podría ser el factor dominante que controla la discriminación en sitios xéricos mientras que la temperatura máxima lo hace en sitios méxicos. Es importante tener en cuenta que los datos de temperatura y precipitación utilizados en este estudio corresponden a datos climáticos grillados y que, además, se

realizó un promedio de 5 años tanto para las variables climáticas como para los datos isotópicos y de crecimiento derivados de los anillos de crecimiento, por lo que las relaciones y correlaciones entre ellos podrían encontrarse subestimadas. A pesar que estos dos motivos podrían ser responsables de una disminución en la relación $\delta^{13}\text{C}_{\text{anillos}}/\text{clima}$, fue todavía posible distinguir algunas tendencias y patrones tanto en las condiciones xéricas como en las mésicas.

La concentración de CO_2 en la atmósfera (C_a) ha aumentado desde los procesos de industrialización iniciados alrededor de 1850, pero más profundamente desde 1950 (Etheridge et al., 1996; Fig. 4.4). Además, los valores de $\delta^{13}\text{C}$, $\Delta^{13}\text{C}$, C_i y EiUA han experimentado cambios en la pendiente en el mismo período alrededor de 1950 (Tabla 4.4), evidenciando la fuerte relación entre estas variables y el C_a . En el caso del $\delta^{13}\text{C}$, la tendencia fue similar a la mostrada por el $\delta^{13}\text{C}_{\text{atm}}$, pero al analizar la concentración intercelular de CO_2 (C_i) los aumentos fueron menores que el aumento de C_a . Esto indica que todos los árboles reaccionaron activamente al incremento de C_a , principalmente después 1950. Estas respuestas de los árboles al aumento de C_a podrían ser mejor comprendidas en el contexto de los tres escenarios teóricos propuestos por Saurer et al. (2004). En el presente estudio, todos los árboles presentaron respuestas similares al segundo escenario, donde la relación C_i/C_a se mantuvo constante y la EiUA aumentó (Fig. 4.11). La misma reacción ha sido informada para diferentes especies arbóreas de numerosas regiones y durante las últimas décadas (p. ej., Saurer et al., 2004; Lévesque et al., 2014; Lavergne et al., 2017). La relación C_i/C_a refleja el intercambio gaseoso a nivel foliar e integra las respuestas de los árboles a los cambios ambientales (Ehleringer & Cerling, 1995), permitiendo conocer cómo los árboles pueden responder al aumento de C_a . Una constante C_i/C_a podría deberse a una disminución de la conductancia estomática (g), a un aumento en la tasa fotosintética (A) o a una combinación de ambos (Saurer et al., 2004), lo que puede determinarse mediante el análisis de la relación $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ ($\delta^{18}\text{O}$) en los anillos de crecimiento (Scheidegger et al., 2000). Lavergne et al. (2017) informaron que el aumento en la EiUA experimentado por dos especies de árboles patagónicos parecería estar impulsado tanto por una disminución de la conductancia estomática como por un fuerte aumento en la tasa fotosintética.

4.5.2 Los efectos de las condiciones de sitio y la edad de los árboles

Las características locales de los bosques ubicados en ambientes montañosos son factores importantes de influencia en el balance hídrico final y el crecimiento de los árboles en

cada sitio (Andreu-Hayles et al., 2011; Mundo et al., 2012a). En este sentido, las condiciones climáticas varían de acuerdo a la ubicación geográfica, particularmente cuando está presente un fuerte gradiente de precipitación, como ocurre en la región de estudio. Desde las laderas de la Cordillera de los Andes (más húmedas) hasta el ecotono bosque-estepa en la Patagonia (más seco), los árboles mostraron una reacción diferente al aumento de la concentración atmosférica de CO₂ (C_a) y las variables climáticas. En general, los sitios xéricos mostraron valores de $\delta^{13}\text{C}$ más altos (menos negativos) que los méxicos (Fig. 4.9), mientras que los sitios situados en latitudes más altas dentro de cada condición de sitio presentaron valores de $\delta^{13}\text{C}$ menores a los situados en latitudes más bajas (Fig. 4.7), indicando una posible influencia de la latitud y, en consecuencia, de las condiciones de temperatura sobre los valores isotópicos tanto en ambientes xéricos como méxicos (Saurer et al., 1995, 1997; Brien et al., 2011). En particular, Rucachoroi presentó los valores de $\delta^{13}\text{C}$ más bajos, reflejando las condiciones anuales más húmedas y frías, mientras que Río Agrio mostró los valores más altos reflejando un ambiente más cálido y seco. Bekessy et al. (2002) también encontraron que semillas de plántulas de *A. araucana* de ambientes más secos presentaron valores más altos de $\delta^{13}\text{C}$ y que las plántulas de estos ambientes mostraron mayor asignación de recursos a la masa de la raíz en relación a la masa total que aquellas plántulas provenientes de sitios con mayor humedad, lo que les confiere mayor capacidad de captación de agua. Aún más, el amplio rango de valores de $\delta^{13}\text{C}$ medidos en semillas de distintas poblaciones creciendo en iguales condiciones experimentales, indicó la existencia de altos niveles de variación genética entre las poblaciones de *Araucaria* (Bekessy et al., 2002). Por otra parte, las variaciones de $\delta^{13}\text{C}$ entre los sitios secos parecieron ser más similares que entre los méxicos, como lo indican los valores más altos de correlaciones. Sin embargo, también se observaron similitudes entre las condiciones xéricas y méxicas en general (Fig. 4.7), revelando una fuerte coherencia espacial e indicando la presencia de un mecanismo común que controla las variaciones isotópicas en la región de *A. araucana*.

Debido a la relación directa entre $\delta^{13}\text{C}$ y la Eficiencia intrínseca del Uso del Agua (EiUA), el mismo comportamiento de variación fue observado al analizar los valores de EiUA en cada sitio, mostrando los sitios méxicos valores más bajos (Fig. 4.9). Bekessy et al. (2002) también sugirieron que plantas de *A. araucana* provenientes de la región argentina más árida pueden lograr una mayor EiUA que las provenientes de regiones más méxicas de Chile. Por el contrario, los valores más altos de discriminación de ^{13}C ($\Delta^{13}\text{C}$) y

concentración intercelular de CO₂ (C_i) se observaron en los sitios méxicos. Una posible explicación a estas respuestas es que en condiciones secas, donde el estrés hídrico es un factor limitante para el crecimiento de los árboles, la apertura estomática disminuye para evitar pérdidas de agua excesivas. Sin embargo, esta acción conduce a una menor afluencia de CO₂ dentro de las células, produciendo menores valores de C_i y menos discriminación de ¹³C (Farquhar & Sharkey, 1982; Brien et al., 2011). Por otro lado, en sitios húmedos donde el estrés hídrico es inusual, el δ¹³C es controlado principalmente por la tasa fotosintética, que se ve más frecuentemente afectada por la radiación y la temperatura (McCarroll & Loader, 2004). En este sentido, se ha argumentado que la temperatura máxima es uno de los factores climáticos más importantes que afectan los valores de δ¹³C en sitios de condiciones más húmedas, mientras que la precipitación parece tener mayor influencia en los sitios más secos, particularmente durante el período de crecimiento (Saurer et al. 1995; Saurer et al., 1997). Se han informado resultados similares para la meseta central de Suiza (Saurer et al., 1995), para la región mediterránea en España (Andreu-Hayles et al., 2011), para el sur de Chile (Urrutia-Jalabert et al., 2015), y para el noroeste de Italia y las montañas del Jura en Suiza (Lévesque et al., 2014). Se ha sugerido también que los contenidos de δ¹³C de poblaciones medidas *in situ*, generalmente presentan relaciones más significativas y consistentes con factores ambientales, como precipitación, temperatura, densidad, altitud, entre otros (Bekessy et al., 2002), que aquellos medidos en individuos creciendo en condiciones controladas *ex situ*. Por otra parte, al analizar la variación en las respuestas entre sitios méxicos y xéricos, se observó que ambos ambientes presentaron una variación en las respuestas de EiUA relativamente constante durante los primeros 70 años del siglo XX, indicando que los árboles reaccionaron de manera similar durante este período de tiempo. Por otro lado, después de 1970 aproximadamente, las variaciones en las respuestas de EiUA aumentaron notoriamente tanto en las condiciones méxicas como xéricas, siendo este incremento aún mayor en los sitios méxicos (Fig. 4.8). Numerosos estudios han informado cambios abruptos en el clima a partir de 1976, originados por un cambio en la temperatura superficial del mar Pacífico (SST) desde temperaturas más frías de lo normal a más cálidas de lo normal en el lapso de aproximadamente un año (p. ej., Ebbesmeyer et al., 1991; Miller et al., 1994; Giese et al., 2002; Hartmann & Wendler, 2005). Villalba et al. (1997) reconstruyeron la temperatura media anual a través del análisis de los anillos de crecimiento de *Nothofagus pumilio* del norte de Patagonia argentina, y revelaron que el calentamiento posterior a 1977 en esa región es un evento anómalo considerando la

variabilidad climática de los últimos tres siglos. También, a partir de 1975 se registró un rápido aumento de la temperatura global a una tasa de $\sim 0,2^{\circ}\text{C}$ por década, aumento que se mantiene hasta la actualidad (Hansen et al., 2006). Así, este cambio en el clima registrado a partir de 1976 tanto a nivel regional como global, podría ser la causa de las respuestas diferenciales de los árboles a partir de la década del '70. Andreu-Hayles et al. (2011) también observaron cambios significativos en la tendencia de la EiUA a partir de 1970 en bosques Mediterráneos de pinos. Aún más, Pinto et al. (2016) observaron en poblaciones de *A. araucana* en Chile que la relación entre el ancho de anillo de crecimiento y la densidad del mismo fue constante a lo largo del tiempo hasta 1970, año a partir del cual se observó un aumento de la densidad a pesar que se produjo una estabilización del crecimiento radial. Estos resultados podrían evidenciar que estos grandes cambios climáticos han tenido fuertes impactos en los ecosistemas biológicos y en sus respuestas ecológicas (Walther et al., 2002). Se observó también que las respuestas diferenciales fueron aún más acentuadas en los sitios más húmedos, lo que indica que otros factores, además del aumento de la concentración atmosférica de CO_2 (C_a) y los cambios en el clima, podrían influir en las respuestas de los árboles. En este sentido, la alta heterogeneidad espacial de la disponibilidad de agua, la radiación, la salinidad y los nutrientes del suelo, así como la densidad forestal, pueden facilitar diferentes respuestas de los árboles dentro y/o entre poblaciones (Liu et al., 2007). Además, algunas características ontogénicas como la edad del árbol y el tamaño, podrían estar también relacionadas con las respuestas diferenciales de los árboles en estos ambientes contrastantes (Bert et al., 1997; Bond, 2000; Körner, 2006; Rozas et al., 2009; Vieira et al., 2009; Vöelker, 2011; Brien et al., 2017).

La edad del árbol está relacionada con el tamaño y/o altura del mismo y, en consecuencia, con la posición del árbol dentro del bosque, lo que a su vez puede dar lugar a diferentes respuestas de los árboles al clima. En este sentido, se han atribuido variaciones en la EiUA a limitaciones hidráulicas que reducen la conductancia estomática en árboles más altos (Ryan & Yoder, 1997; Bond, 2000; Day et al., 2002), a la asimilación de CO_2 empobrecido en ^{13}C en árboles jóvenes cercanos al suelo y principalmente en bosques cerrados (Schleser & Jayasekera, 1985), a cambios en la radiación y la capacidad fotosintética (Francey & Farquhar, 1982), y a mayores condiciones de sequía en la parte superior del dosel del bosque experimentadas principalmente por árboles altos (Bert et al., 1997; McCarroll & Loader, 2004). Debido a que *A. araucana* podría alcanzar

excepcionalmente entre 35-40 m de altura, los mayores valores de EiUA mostrados por árboles maduros comparados con árboles adultos podrían ser asignados principalmente a limitaciones hidráulicas (Fig. 4.10). Hubbard et al. (1999) calcularon el potencial hídrico de las hojas y el intercambio de gases foliares de árboles de *Pinus ponderosa* y encontraron que la conductancia hidráulica fue 44% menor en árboles viejos que en árboles jóvenes. Bert et al. (1997) informaron que los valores de $\delta^{13}\text{C}$ aumentaron constantemente de -24,4‰ a -22,5‰ entre edades de 15 y 75 años a la altura del pecho en árboles de *Abies alba*, mientras que Giammarchi et al. (2016) compararon la EiUA con tendencias temporales de altura dominante en la misma especie, observando que los rodales más antiguos, y por lo tanto los árboles dominantes más altos, exhiben siempre mayores valores absolutos de EiUA. Además, las limitaciones hidráulicas de los árboles de *A. araucana* podrían ser mayores en los sitios méxicos, donde los árboles tienden a ser más altos que en los ambientes xéricos (datos no publicados). Por otro lado, las condiciones más secas en el dosel superior experimentadas por árboles más altos en sitios de bosque cerrados parecen ser otro factor que influye en la respuesta de los árboles maduros de *A. araucana* de sitios méxicos, resultando en valores más altos de EiUA, mientras que la intercepción de radiación por un efecto de sombreado por cierre de dosel (Francey & Farquhar, 1982) podría resultar en la menor EiUA observada en los árboles más jóvenes. Estos dos factores parecen no tener un efecto significativo en los bosques xéricos, caracterizados por rodales abiertos. En este sentido, McDowell et al. (2011) hizo una revisión sintética sobre la relación entre la discriminación de ^{13}C ($\Delta^{13}\text{C}$) y la altura del árbol, concluyendo que $\Delta^{13}\text{C}$ declina linealmente con la altura siendo la luz una variable crítica bajo el dosel mientras que las restricciones hidrostáticas dominan la relación $\Delta^{13}\text{C}$ -altura en el dosel superior. Por otro lado, Brien et al. (2017) analizaron las respuestas de EiUA de cuatro especies latifoliadas y una conífera y observaron que los fuertes aumentos en la EiUA se relacionan predominantemente con aumentos de la altura del árbol y los consiguientes aumentos en la disponibilidad de luz a medida que se acercan al dosel superior, y que estos efectos fueron aún más notables en las especies latifoliadas. En cambio, en la conífera *Pinus sylvestris* este efecto fue menor, por lo que podría atribuirse parte de los aumentos en la EiUA a aumentos en el CO_2 durante las últimas décadas (Brien et al., 2017). La asimilación de CO_2 empobrecido en ^{13}C debe desestimarse ya que los primeros 50 años de crecimiento radial no se incluyeron en este estudio. El sitio xérico Río Agrio no mostró diferencias significativas en la EiUA entre las clases de edad,

lo que sugiere que la relación edad-tamaño podría ser diferente para los árboles de *A. araucana* de diferentes ambientes. Se necesitan más estudios para refinar estos resultados.

4.5.3 Respuestas de los árboles al ambiente

Los árboles pueden tener diferentes respuestas a la variabilidad climática dependiendo de diversos factores. En este sentido, el incremento de área basal (IAB) de *A. araucana* presentó diferentes tendencias en función de la condición del sitio, la edad del árbol y el período de tiempo considerado. Los árboles adultos de los sitios méxicos y xéricos mostraron una tendencia positiva, mientras que sólo los árboles maduros de Rucachoroi presentaron una disminución significativa desde 1900 a 2014 (Tabla 4.3). Los árboles maduros de Caviahue y Primeros Pinos mantuvieron un incremento de área basal constante, sin ninguna evidencia de tendencia. Estos resultados ponen de manifiesto que las variaciones del incremento de área basal, al igual que la composición isotópica, también están influenciadas por las condiciones de crecimiento locales y las características ontogenéticas. Por lo tanto, el análisis combinado del ancho de los anillos de crecimiento y de sus composiciones isotópicas, proveerá información climática y ecológica sustancialmente mejor que el estudio aislado de los dos parámetros (Saurer et al., 1997; van der Sleen et al., 2014). En este sentido, el crecimiento de los árboles se relacionó con variables isotópicas. Como resultado, los árboles maduros de *A. araucana* procedentes de sitios méxicos no mostraron ningún incremento en su crecimiento, y aún más, los árboles maduros de Rucachoroi presentaron una disminución en el incremento de área basal a pesar que C_a y la EiUA aumentaron. Por otro lado, los árboles adultos de ambientes méxicos y xéricos y los árboles maduros del sitio xérico Río Agrio mostraron una relación positiva entre estas variables, indicando que C_a podría tener un "efecto de fertilización" en el crecimiento de los árboles (Tabla 4.6, Fig. 4.12). A pesar de estos resultados, la interpretación de un aumento en el crecimiento como consecuencia del incremento de CO_2 de la atmósfera requiere de cierta cautela, ya que el aumento del crecimiento y del CO_2 son variables correlativas, por lo que los efectos de uno sobre el otro son difíciles de cuantificar (Boisvenue & Running, 2006). Los sitios xéricos presentaron valores de incremento de área basal (IAB) ampliamente superiores a los de los sitios méxicos durante el último siglo (Fig. 4.9). Se ha sugerido que en bosques naturales, el aumento del crecimiento de los árboles debería ser más evidente en condiciones de sequía y en ambientes semiáridos y áridos que en condiciones de no sequía, como respuesta a la elevación del C_a durante el siglo pasado (Feng, 1999; Huang et al., 2007; Knapp et al.,

2001). Sin embargo, y a pesar de este potencial "efecto de fertilización", muchos estudios han informado resultados diferentes y opuestos (p. ej., [Lévesque et al., 2014](#); [Camarero et al., 2015](#)) argumentando que el crecimiento de los árboles está más limitado por las bajas temperaturas o por la baja disponibilidad de agua que por el carbono accesible ([Körner et al., 2005](#); [Körner, 2013](#)). Por otra parte, la EiUA mostró una relación fuerte y positiva con C_a en todos los casos. Esta relación suele ser frecuentemente observada, ya que, entre otros factores que rigen el fraccionamiento isotópico del carbono en los árboles, la EiUA es una función directa de C_a , como puede observarse en la ecuación utilizada para el cálculo de la EiUA (Ec. 4.3). Además, los árboles adultos de los sitios méxicos y xéricos mostraron un aumento del crecimiento debido al aumento de la temperatura máxima de verano. Se ha sugerido que el crecimiento de los árboles de altas latitudes y altitudes podría, en cierto grado, beneficiarse de las condiciones más cálidas, sugiriendo una posible estimulación térmica del crecimiento del árbol durante la temporada de crecimiento ([Way & Oren, 2010](#)). Nuevamente, la interpretación de estas relaciones debe ser cautelosa, ya que en general el incremento de área basal durante los primeros años de la vida del árbol presenta un aumento biológico; por lo tanto, la identificación del efecto del aumento de la temperatura en el crecimiento del árbol es compleja. Por otro lado, las variaciones simultáneas de otras variables ambientales, como la precipitación, la radiación, los nutrientes del suelo, la amplitud del período de crecimiento, el CO_2 atmosférico, entre otras, podrían también afectar el crecimiento haciendo aún más compleja la diferenciación de los efectos de cada uno sobre las respuestas de los árboles ([Boisvenue & Running, 2006](#)). Considerando estas relaciones, Silva y Anand (2013) propusieron un esquema conceptual para evaluar la influencia neta de los cambios atmosféricos en el crecimiento de los árboles como positiva (efecto de estimulación de C_a), negativa (un efecto positivo del C_a no puede prevenir una disminución en el crecimiento) o neutral (efecto de compensación). En este sentido, se observó que los árboles adultos de los sitios méxicos y los árboles de Río Agrio presentaron una relación positiva, mientras que los árboles maduros de los sitios Caviahue y Primeros Pinos mostraron una relación neutral y los árboles maduros de Rucachoroi una negativa. Estos resultados confirmaron que tanto los cambios en la disponibilidad de agua como la temperatura deberían explicar los cambios en los patrones de crecimiento ([Silva & Anand, 2013](#)), aunque las tendencias neutrales o negativas han sido generalmente interpretadas como evidencia de estrés por sequía a gran escala (calentamiento inducido), limitación de nutrientes en las hojas y el suelo, que a pesar de la estimulación del CO_2 , puede conducir a un aumento de la EiUA, limitando al

misimo tiempo el crecimiento de los árboles (Silva et al., 2010). Otros estudios en diferentes regiones y especies de árboles han encontrado efectos positivos (p. ej., Martínez-Vilalta et al., 2008; Knapp & Soulé, 2011; Belmecheri et al., 2014; Tognetti et al., 2014; Camarero et al., 2015; Urrutia Jalabert et al., 2015; Giammarchi et al., 2016), relaciones negativas (p. ej., Peñuelas et al., 2008; Silva et al., 2010; Andreu-Hayles et al., 2011; Nock et al., 2011; Peñuelas et al., 2011; Wang et al., 2012; Battipaglia et al., 2013; Silva & Anand, 2013; Silva & Horwath, 2013; Lévesque et al., 2014; Urrutia-Jalabert et al., 2015) y neutrales (p. ej., Peñuelas et al., 2008; Lévesque et al., 2014; van der Sleen, 2015).

El presente capítulo indicó que un aumento en la EiUA fue experimentado por todos los árboles de *A. araucana* durante el último siglo, en respuesta principalmente a cambios en la concentración atmosférica de CO₂ (C_a) y en el clima. Se observó también que las respuestas de los árboles dependen fuertemente de las características ontogenéticas de los individuos, como edad y tamaño, y de las condiciones locales y regionales donde se desarrollan. Las respuestas de EiUA de los árboles de sitios méxicos parecerían estar principalmente afectadas por la temperatura, las condiciones de luz y la densidad de árboles, mientras que los árboles de condiciones xéricas parecerían estar más afectados por la precipitación. En general, los árboles maduros presentaron mayores valores de EiUA que los árboles adultos, lo que indica que procesos relacionados con la edad y/o altura de los individuos inducen diferentes respuestas fisiológicas de los árboles al ambiente. Por otra parte, aunque las relaciones positivas entre el C_a y la temperatura con el crecimiento de los árboles sugieren un posible efecto de fertilización y efecto de estimulación térmica de estas variables, principalmente en los árboles adultos de los sitios xéricos, estos resultados deben ser interpretados con cautela y estudios más detallados y precisos sobre estas relaciones son necesarios. Por otro lado, el aumento en la EiUA y en C_a parecen tener efectos positivos o neutros sobre el crecimiento de los árboles dependiendo de la edad de los mismos y las condiciones del sitio, mientras que parece ser insuficiente para compensar la disminución del crecimiento en los árboles maduros del sitio Rucachoroi. Finalmente, dadas las respuestas heterogéneas de los árboles al ambiente y dada la situación crítica del estado de conservación de los bosques de *A. araucana*, se necesitan más estudios para evaluar y comprender mejor cómo estos bosques pueden verse afectados en su fisiología, crecimiento y dinámica en los escenarios de cambio climático y aumentos de CO₂ actuales y futuros.

CAPÍTULO V

Discusión General y Conclusiones

Los resultados obtenidos en esta Tesis permitieron ampliar el conocimiento sobre la ecología de *A. araucana* creciendo en sitios de condiciones méxicas del norte de Patagonia argentina. También se analizó el comportamiento de esta especie frente a los cambios ambientales registrados principalmente durante el siglo XX, tanto en sitios méxicos como xéricos, con la finalidad de evaluar la influencia de las condiciones del sitio en las respuestas de los árboles al ambiente. Para estos análisis se utilizaron técnicas dendrocronológicas e isotópicas aplicadas a ocho sitios de estudio correspondientes al ambiente méxico y dos al xérico. En el Capítulo I se describen los principales factores que afectan el crecimiento y desarrollo de los bosques y las implicancias del cambio climático en los mismos. También se hace referencia al rol que cumplen los bosques y a su importancia a nivel global, como así también se menciona la Dendrocronología y el análisis de isótopos estables en anillos de crecimiento como herramientas de estudio útiles para avanzar sobre el conocimiento de la ecología de los bosques. Por otro lado, se describe la fisiografía de la región andina de Patagonia norte donde los bosques de *A. araucana* se desarrollan, y se describen también las características más importantes de la especie, como su longevidad, su endemismo en la región y su estado crítico de conservación. En el Capítulo II se identifica la estructura de los sitios de *A. araucana* de ambientes méxicos y se analiza el crecimiento radial de la especie en función de la edad de los individuos, del sexo, de las características de los sitios y en función del tiempo. El Capítulo III comprende los análisis de las respuestas de la especie a las principales variables climáticas de incidencia en la región, como la temperatura y la precipitación, y a los forzantes climáticos más relevantes, como los fenómenos El Niño y SAM. Además, se analiza la variabilidad de estas respuestas en función de características geográficas de los sitios, como la altitud, y en función de factores ontogenéticos, como la edad y el sexo. En el Capítulo IV se describen las respuestas fisiológicas ($\delta^{13}\text{C}$ en celulosa y respuesta de EiUA) de *A. araucana* al aumento del CO_2 de la atmósfera registrado principalmente durante el último siglo, considerando la edad y las condiciones del sitio como factores de

variación de las respuestas. Finalmente, en el presente Capítulo se discuten los resultados más importantes derivados de la Tesis y se exponen las conclusiones generales del trabajo desarrollado. También se plantean las posibles líneas futuras de investigación que se desprenden de los resultados obtenidos en esta Tesis.

5.1 CONTRASTACIÓN DE HIPÓTESIS

En el Capítulo I se plantean una hipótesis general y cuatro hipótesis de trabajo que dan sustento a la Tesis. La hipótesis general plantea que “factores ambientales y ontogenéticos influyen en la respuesta del crecimiento radial y fisiológica de *A. araucana* a las variaciones climáticas y aumento de CO₂ atmosférico en el norte de Patagonia, y determinan posibles respuestas de la especie ante futuros cambios climáticos”. Esta hipótesis general encuentra sustento en las cuatro hipótesis de trabajo que se describen a continuación.

La primera hipótesis plantea que “el crecimiento radial de los árboles de *A. araucana* de ambiente mésico varía en función de factores ontogenéticos como la edad y el sexo”. En función de los resultados hallados en los Capítulos II y IV, se puede afirmar que el crecimiento de los árboles de *A. araucana* está fuertemente influenciado por la edad y el sexo de los individuos, pero factores ambientales, como los dados a lo largo de un gradiente altitudinal, también influyen en las respuestas del crecimiento de esta especie. En este sentido, en el Capítulo II, a pesar de que todos los árboles presentaron un marcado patrón común de variación del crecimiento, se observó que existen diferencias en el crecimiento entre sitios mésicos de altitud y sitios de menor elevación. De esta manera, las respuestas del crecimiento según el sexo y la edad también se analizaron en este gradiente altitudinal, considerando dos grupos de sitios, el grupo Alto (altitud media: 1626 msnm) y el grupo Bajo (altitud media: 1262 msnm). Mundo et al. (2012a) y Juaneda (2017) también encontraron que los árboles de *A. araucana* se diferenciaban en su crecimiento radial a lo largo de un gradiente altitudinal asociado a un gradiente de precipitación. Esto evidenció que, aunque solo se consideraron sitios de ambientes mésicos, la altitud sigue siendo un factor de influencia en el crecimiento de los árboles, aún en un relativamente pequeño rango de distribución latitudinal y longitudinal como el considerado en esta Tesis. En general, se observó que los árboles del grupo Alto presentaron menores incrementos radiales anuales (IRA) que los del grupo Bajo, respuesta que se atribuye posiblemente a

condiciones climáticas más extremas de los sitios de mayor elevación. En relación al sexo, se observó que los individuos que todavía no habían alcanzado la madurez sexual, es decir los indiferenciados sexualmente, fueron los que presentaron menores IRA comparados con los femeninos y masculinos, tanto en el grupo Alto como en el grupo Bajo. Se analizó también la tasa de crecimiento y se observó que los indiferenciados mostraron en todos los casos velocidades de crecimiento notablemente inferiores a la de los árboles diferenciados sexualmente, mientras que no se evidenciaron grandes diferencias entre los individuos femeninos y masculinos. El menor crecimiento observado en los indiferenciados podría ser el reflejo de las condiciones subóptimas en las que crecen estos árboles, ya que la diferenciación sexual conlleva un costo energético que compite con el crecimiento y la supervivencia (Hossaert-McKey & Jarry, 1992; Silvertown & Dodd, 1999). Por otro lado, el análisis del crecimiento según las clases de edad evidenció que los árboles maduros (>270 años) presentaron menores IRA que los adultos (151-270 años) y jóvenes (≤ 150 años) durante el mismo período de comparación y en ambos grupos. Por el contrario, los árboles adultos del grupo Bajo y los jóvenes del grupo Alto, presentaron los mayores valores de IRA. Estos resultados conciben en parte con los informados por Hadad (2013) para bosques xéricos, donde se observó una disminución del ancho del anillo de crecimiento a medida que aumentaba la edad. En el Capítulo IV, también se observó que el crecimiento, expresado como incremento de área basal (IAB), presentó diferencias de acuerdo a la edad de los individuos. En esta oportunidad, se observó que el IAB fue mayor en los árboles adultos respecto de los maduros en los sitios xéricos, mientras en los méxicos ocurrió lo contrario. En este sentido, es posible que en los sitios méxicos otros factores, aparte de la edad, jueguen un rol importante en la determinación del crecimiento radial de los árboles, como por ejemplo la densidad de árboles y la competencia inter e intraespecífica.

La segunda hipótesis plantea que “el crecimiento radial de *A. araucana* de ambiente méxico tiene diferente intensidad de respuesta al clima dependiendo de la edad y el sexo de los árboles”. Respecto a esta hipótesis, en el Capítulo III se observó que los individuos indiferenciados mostraron, en general, mayor sensibilidad a las variaciones climáticas durante el período de activo crecimiento vegetal. Particularmente, estos árboles respondieron negativamente a las temperaturas de setiembre a diciembre y positivamente a la precipitación de setiembre de inicio del período de crecimiento. Esto podría deberse a que los individuos indiferenciados invierten la mayor parte de sus recursos en el

crecimiento y no en la reproducción, por lo que las influencias climáticas se ven más fuertemente reflejadas en el crecimiento de estos árboles durante los meses de primavera-verano. Por el contrario, los árboles femeninos mostraron una tendencia a ser más sensibles a la variabilidad del clima durante el período de crecimiento previo, mientras que los masculinos mostraron mayor sensibilidad durante los meses de invierno y la temporada de crecimiento corriente, aunque las respuestas no fueron estadísticamente diferentes. De todas maneras, estas tendencias pueden explicarse por las diferencias temporales en la asignación de recursos a la reproducción que ocurre entre individuos femeninos y masculinos. La relación del crecimiento con el clima según las clases de edad, mostró que los árboles jóvenes son significativamente más sensibles a las temperaturas de los meses de inicio del período de crecimiento, mientras que los adultos y maduros mostraron una tendencia a ser más sensibles a las temperaturas de los meses de invierno y del período de crecimiento previo. La mayor inversión de recursos de los árboles jóvenes en el crecimiento y no en otras funciones, junto con un sistema de raíces menos desarrollado en términos de extensión en el sustrato, podrían ser causales de la mayor sensibilidad de estos individuos a la variabilidad del clima de la temporada de crecimiento corriente. Por el contrario, la asignación de recursos al mantenimiento y/o la reproducción podrían explicar, en parte, la mayor sensibilidad de los árboles adultos y maduros a las variaciones climáticas del invierno y del período de crecimiento previo, basados en el concepto de almacenamiento de fotoasimilados durante una temporada de crecimiento y movilización y utilización de los mismos en la siguiente (p. ej., [Hansen & Beck, 1990](#); [Hill et al., 1995](#); [Robertson et al., 1997](#); [Kagawa et al., 2006](#)). De esta manera, los árboles adultos y maduros utilizarían sus reservas en el crecimiento, mientras que los nuevos recursos disponibles estarían destinados al mantenimiento y/o la reproducción. En general, las respuestas del crecimiento a los principales forzantes climáticos de la región, como el fenómeno El Niño y el SAM, mostraron patrones de respuesta en concordancia con las principales variables climáticas que estos fenómenos modifican en la región, es decir, la precipitación y la temperatura. Respuestas similares del crecimiento al clima en función del sexo de los árboles ([Hadad & Roig, 2016](#)) y de la edad ([Hadad et al., 2015](#)) fueron observadas en bosques xéricos de *A. araucana* en contacto con la estepa patagónica, evidenciando que las respuestas del crecimiento al clima podrían estar más fuertemente reguladas por factores propios de la especie, como factores genéticos, que por las condiciones ambientales donde se desarrollan.

Respecto de la tercera hipótesis que plantea que “las variaciones climáticas ocurridas en el norte de Patagonia y el aumento global de las concentraciones de CO₂ de la atmósfera durante el último siglo, son responsables de variaciones en las tendencias de largo plazo de la EiUA y del crecimiento de los árboles de *A. araucana*”, se obtuvieron los siguientes resultados. En primer lugar, se observó que las tendencias en el crecimiento variaron según las condiciones ambientales en las que se desarrollan los árboles, es decir, entre sitios de altura y sitios de menor elevación (Capítulo II) y entre sitios méxicos y xéricos (Capítulo IV). Se observó que el incremento radial anual (IRA) disminuyó significativamente durante el siglo XX en el grupo Bajo, siendo esta disminución aún mayor a partir de 1950. Por el contrario, no se evidenciaron tendencias en el IRA en el grupo Alto. Por otro lado, las tendencias en el incremento de área basal (IAB) indicaron aumentos del crecimiento en árboles del grupo Alto y una desaceleración del mismo en el grupo Bajo durante los últimos 100 años. Asimismo, las tendencias del IAB entre clases de edad de sitios méxicos y xéricos fueron variables (Capítulo IV), mostrando algunos árboles tendencias positivas, otros negativas, y otros no evidenciaron tendencia alguna. De estos resultados se desprende que el aumento global de CO₂ atmosférico no puede ser la única causa de influencia en las tendencias en el crecimiento de *A. araucana*, sino que otros factores podrían estar involucrados en estas respuestas de largo plazo. Se ha informado que la precipitación ha mostrado tendencias negativas durante el siglo XX (Scarpati et al., 2011; Mundo et al., 2012a), mientras que las temperaturas han ido en aumento (Mundo et al., 2012a) en la región de distribución de *A. araucana* en Argentina. También se han registrado aumentos en la frecuencia de ocurrencia de los eventos El Niño-Oscilación del Sur (ENSO) y los ciclos del Modo Anular del Sur (SAM) durante las últimas décadas (Villalba et al., 2012), acentuando las condiciones más secas y cálidas en el norte de Patagonia. Dada la gran influencia negativa de las temperaturas en el crecimiento y el efecto promotor del crecimiento de las precipitaciones de primavera que se observaron en el Capítulo III, podría afirmarse que estos cambios climáticos contribuyeron de manera significativa en las tendencias de crecimiento observadas, aunque la magnitud de estas influencias podría variar de acuerdo a las condiciones ambientales y/u ontogenéticas de los árboles. Además, en relación a las tendencias observadas en las series de EiUA (Capítulo IV), todos los árboles evidenciaron aumentos significativos en la EiUA durante el siglo pasado, siendo este aumento más pronunciado luego de 1950 aproximadamente. Estos aumentos en la EiUA de los árboles pueden deberse al aumento de la concentración de CO₂ de la atmósfera (Keenan et al., 2013; van

der Sleen, 2015), a un aumento de la resistencia hidráulica de los árboles a medida que crecen (Brienen et al., 2017), a un aumento de las condiciones de sequía (Saurer et al. 1995; Saurer et al., 1997), a un aumento de la tasa fotosintética de los árboles y/o a una reducción de la conductancia estomática (Saurer et al., 2004), o a una combinación de alguno de estos factores o de todos.

La cuarta hipótesis plantea que “las variaciones en la EiUA tienen diferente intensidad de respuesta dependiendo de la edad de los individuos y de las condiciones ambientales donde se desarrollan”. En el Capítulo IV se observó que, a pesar que los patrones de variación de la EiUA entre sitios méxicos, entre sitios xéricos, entre sitios méxicos y xéricos y entre clases de edad de cada sitio fueron similares, los valores variaron en magnitud. Se observó que los sitios xéricos mostraron mayores valores de EiUA que los méxicos, mientras que los sitios ubicados en latitudes más altas mostraron menores valores que los ubicados en menores latitudes dentro de la misma condición ambiental. Estas diferencias se deben principalmente a las condiciones más secas a las que están sujetos los árboles de los sitios xéricos y a las diferencias en las condiciones térmicas entre los distintos sitios (Saurer et al., 1995, 1997; Brienen et al., 2011). Se observó también que los árboles adultos presentaron menores valores de EiUA que los maduros en todos los sitios, excepto en el sitio xérico Río Agrio donde no se observaron diferencias significativas entre las clases de edad. Esta mayor respuesta de la EiUA de los árboles maduros de condiciones méxicas, donde el bosque es cerrado y la densidad de árboles es alta, podría deberse a una mayor resistencia hidráulica de los árboles a medida que crecen (Ryan & Yoder, 1997; Bond, 2000; Day et al., 2002), a una mayor tasa fotosintética por acceder a mejores condiciones de radiación (Francey & Farquhar, 1982) y/o a las mayores condiciones de sequía que experimentan sus copas en el dosel superior (Bert et al., 1997; McCarroll & Loader, 2004). En los sitios xéricos, donde los árboles de *A. araucana* forman bosques abiertos de baja densidad, el factor principal que induciría los mayores valores de EiUA experimentados por los individuos maduros, sería el aumento de la resistencia hidráulica con el aumento del tamaño y la edad.

5.2 SÍNTESIS ESQUEMÁTICA Y CONCLUSIONES GENERALES

En la Figura 5.1 se presenta un esquema conceptual que sintetiza todos los factores, variables y relaciones analizados a lo largo del desarrollo de esta Tesis. Los principales factores ambientales determinantes del crecimiento radial de *A. araucana* que se identificaron fueron el clima (precipitación y temperatura), los forzantes climáticos El Niño-Oscilación del Sur (ENSO) y Modo Anular del Sur (SAM), el aumento del CO₂ atmosférico y la altitud. Se observó que la densidad de árboles a través de las relaciones de competencia también podría influir en el crecimiento radial de los árboles, aunque esta relación no fue directamente medida. Entre los factores ontogenéticos de mayor influencia en el crecimiento se identificaron la edad y el sexo. También se observó que el sexo puede estar influenciado por el crecimiento, debido a que el costo que conlleva la diferenciación sexual está estrechamente vinculado al crecimiento y supervivencia, aunque esta relación tampoco fue directamente analizada. Se observó también que el diámetro de los árboles es un buen estimador de la altura de los mismos en sitios de bosque mésico. Por otra parte, se observó que la EiUA está significativamente influenciada por las condiciones de humedad y temperatura de los sitios, como así también por el aumento de CO₂ durante el último siglo. Se sugirió que la densidad de árboles y las relaciones de competencia entre ellos afectaron las respuestas de EiUA de los árboles, principalmente en las condiciones mésicas. Se determinó también que la edad de los árboles influye significativamente en la EiUA, y esta influencia parecería estar más relacionada con el aumento de la altura de los individuos a medida que aumenta la edad, y con todos sus efectos derivados, que con la edad propiamente dicha. Se observó que las respuestas de EiUA se relacionaron con el crecimiento de los árboles, aunque el grado de estas relaciones fue variable en función de la combinación de efectos de los factores ambientales y ontogenéticos. El crecimiento radial presentó tendencias positivas, negativas y en algunos casos no se evidenció tendencia alguna, mientras que la EiUA en todos los casos mostró tendencias positivas y significativas. Algunos factores, variables y relaciones no fueron analizados en el presente trabajo (flechas de línea de rayas en la Fig. 5.1) pero se estima podrían tener efectos importantes en el desarrollo de los árboles de *A. araucana* y podrían ser objeto de estudio de futuras líneas de investigación.

Finalmente, debido a los múltiples factores que afectan el crecimiento y las respuestas fisiológicas de los árboles de *A. araucana*, se puede concluir que las respuestas de esta especie frente a los futuros escenarios de cambio climático pueden ser diversas. Esto podría afectar notablemente la estructura y la dinámica de los bosques de *A. araucana* y como consecuencia la distribución de los mimos en la región de Patagonia norte. En este sentido, en función de las distintas respuestas de los árboles observadas en el presente trabajo y en otros estudios de la especie en relación a las variaciones climáticas del último siglo, se torna relevante poder predecir cómo se desarrollarán estos bosques frente a los futuros escenarios de cambio en el clima.

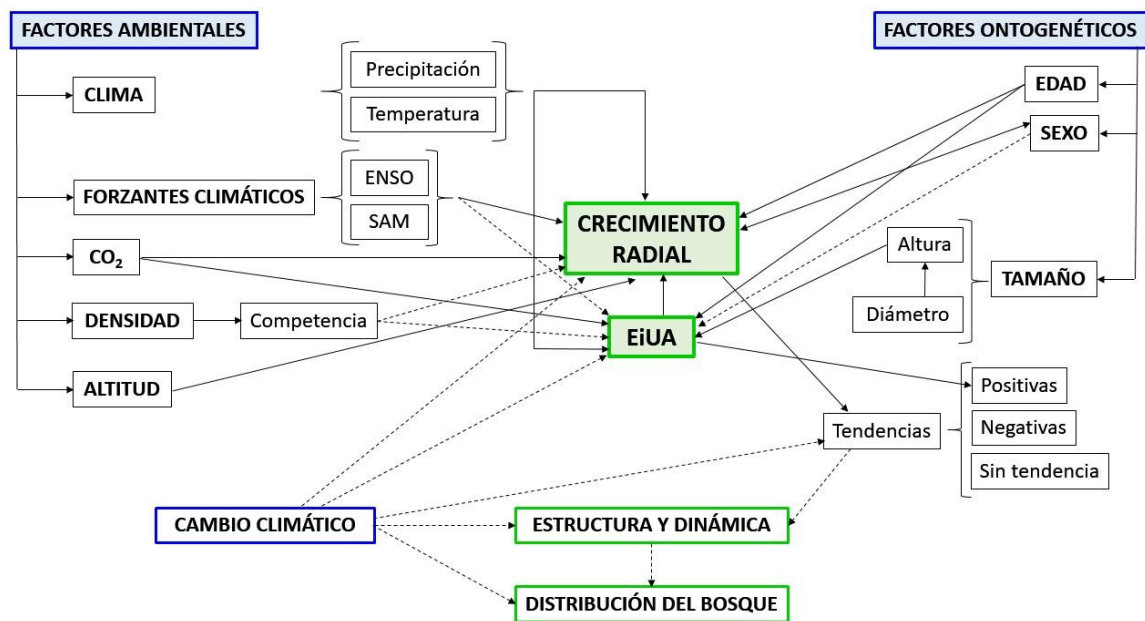


Figura 5.1. Esquema conceptual sintético de todos los factores, variables y relaciones analizadas en la Tesis. Las flechas de línea continua indican las relaciones que fueron analizadas, y las flechas de línea de rayas indican las posibles relaciones entre variables que aún no fueron estudiadas

5.3 APORTES DE LA TESIS Y NUEVAS LÍNEAS DE INVESTIGACIÓN

Los resultados alcanzados en esta Tesis constituyen un importante aporte de información sobre la ecología de los árboles de *A. araucana* distribuidos en los ambientes mésicos de montaña del norte de Patagonia argentina. Los resultados también contribuyen a ampliar el

conocimiento sobre la ecología de los sitios xéricos, generando conocimiento acerca de las respuestas fisiológicas de los árboles en estos ambientes a través del análisis de la EiUA. El análisis de las respuestas de los árboles de *A. araucana* durante un período acotado, esto es durante el siglo XX, ayuda a entender mejor cómo esta especie ha respondido al aumento del CO₂ atmosférico y cambios en el clima, conocimientos fundamentales para establecer cómo las biotas a las que se asocia *A. araucana* pueden verse afectadas frente a los futuros escenarios de cambio climático. Mediante técnicas dendrocronológicas e isotópicas se observó que los árboles están fuertemente influenciados en su crecimiento y fisiología tanto por factores ambientales como ontogenéticos, evidenciando la complejidad ecológica de estos ecosistemas. En función de estos resultados y de la síntesis esquemática presentada en la Figura 5.1, surgen diversos interrogantes que sientan las bases para formular futuras líneas de investigación.

Como se observó en el Capítulo II, las estructuras forestales entre los sitios de estudio fueron diferentes, presentando variantes en la abundancia de las especies de *A. araucana* y *Nothofagus pumilio*, diferencias en la densidad de árboles, en la abundancia de plantines de *Araucaria* y en la razón entre sexos. En este sentido, estudios orientados a conocer las diferencias ambientales de los sitios y micrositios, como las dadas por las condiciones edáficas, la radiación, la exposición a los vientos predominantes, las condiciones de humedad, entre otras, y asociado esto a la historia de eventos de disturbio, ayudarían a entender ecológicamente estas diferencias en la estructura forestal.

Al analizar la distribución de los sexos en función de la edad de los árboles, no fue posible determinar una edad o período a partir del cual los individuos alcanzan la diferenciación o madurez sexual. Esto, sumado a las diferencias observadas en la razón de sexos en los distintos sitios, son motivo de futuros estudios sobre los factores que podrían vincularse a la expresión del sexo de *A. araucana* y sobre el análisis de la distribución de los mismos considerando diferentes escalas espaciales a lo largo de gradientes ambientales. Estos estudios aportarían importantes contribuciones vinculadas a entender mejor las relaciones y procesos ecológicos de esta especie con el ambiente y cómo puede verse afectada en sus dinámicas reproductivas y de regeneración en los diferentes ambientes en que se desarrolla y ante escenarios de cambio climático.

Las estructuras etarias de los distintos sitios también mostraron diferencias entre sí, evidenciando diferentes dinámicas y posiblemente diversos factores y eventos de disturbio que afectaron y afectan la distribución de edades para cada sitio en particular. En este

sentido, sería de importancia poder analizar las estructuras etarias de los bosques de *A. araucana* a lo largo de un gradiente ambiental y con un número sustancialmente mayor de observaciones, como así también identificar los principales factores de disturbio que influyen sobre cada sitio y la frecuencia de dichas perturbaciones. Este conocimiento ayudaría a ensamblar la heterogeneidad de elementos vinculantes a la dinámica de estos ecosistemas forestales, aportando información relevante para prácticas de manejo y conservación.

Asimismo, el haber generado cronologías de gran extensión temporal y de calidad en términos de su representatividad geográfica y valores estadísticos, genera la posibilidad de ampliar su uso en otras aplicaciones dendrocronológicas, particularmente como referentes de reconstrucciones del clima. Las diferencias observadas en las variaciones del crecimiento radial en función de la altitud de los sitios aún en rangos longitudinales acotados, justificaría el estudio de patrones de crecimiento a escalas aún menores, por ejemplo entre laderas de distinta exposición, entre el límite superior e inferior del bosque, entre otras, lo que aportaría a la identificación de posibles patrones y tendencias de crecimiento a nivel de árbol y de sitio. Igualmente, se observó que en los sitios de ambiente mésico, las relaciones de competencia inter e intraespecífica podrían jugar un rol importante en los patrones de crecimiento de los árboles y en sus tendencias. En este sentido, la profundización de estudios orientados a decodificar con más detalle las relaciones entre árboles de la misma especie y entre especies que ocurren dentro del mismo bosque, aportaría información sobre las relaciones de competencia y el uso de los recursos, factores relevantes en la comprensión de los procesos de dinámica forestal. En este aspecto, la fase experimental del cálculo de resistencia a distintos umbrales de restricción hídrica y térmica, aunque factible solo con plantines, constituiría un enlace cuali-cuantitativo para validar lo observado en árboles de mayor desarrollo y en condiciones naturales de crecimiento.

En otro orden, el estudio de las principales variables climáticas de incidencia en el crecimiento de *A. araucana* y la identificación de la intensidad de respuesta en función de características ontogenéticas y ambientales, aumentan el potencial de explorar otros aspectos de la especie como proxy climático en el norte de Patagonia. Además, dados los cambios climáticos registrados principalmente durante el último siglo, el estudio de las relaciones entre el crecimiento y el clima a lo largo del tiempo, podría dar indicios de cambios en las respuestas o en la intensidad de respuesta de los árboles a lo largo del

tiempo. Esto contribuiría aún más a determinar el potencial de *A. araucana* como proxy climático en la región. En este sentido, y debido a la falta de registros meteorológicos largos, completos y bien distribuidos en la región (Scarpati et al., 2011), se podrían generar reconstrucciones climáticas de mayor calidad para permitir un conocimiento más detallado de las variaciones en el clima de Patagonia en tiempos pasados.

El análisis de la Eficiencia intrínseca del Uso del Agua (EiUA) reveló que los árboles de *A. araucana* tienen diferentes respuestas fisiológicas en función de la edad y el tamaño de los árboles, y en función de las condiciones ambientales donde se desarrollan. Se estima que algunas de estas diferencias en los valores de EiUA, observadas principalmente en sitios méxicos, pueden deberse al uso diferencial de los recursos que hacen los árboles a medida que crecen, como así también a las diferentes condiciones ambientales a las que se enfrentan a medida que se acercan al dosel superior. Estudios sobre las diferencias microambientales a lo largo del gradiente de altura, desde el suelo hasta el dosel superior, podrían dar evidencia sobre estas respuestas diferenciales observadas en los individuos de *A. araucana*. Como se observó en los Capítulos II y III, los árboles tienen distinta respuesta del crecimiento en función del sexo, pero no se conoce cómo puede influir este factor ontogenético en las respuestas fisiológicas de EiUA. Futuros estudios sobre las respuestas de EiUA y sus tendencias en individuos de distinto sexo tanto en ambientes méxicos como xéricos, contribuirían a ampliar el conocimiento sobre las respuestas fisiológicas y ecológicas de esta especie.

Se observó que todos los árboles presentaron incrementos significativos en la EiUA durante los últimos 100 años, que pueden estar dados tanto por un aumento en la tasa fotosintética, por una reducción de la apertura estomática o por una combinación de ambos. El análisis de los contenidos de isótopos estables de oxígeno a través de la relación $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ ($\delta^{18}\text{O}$) en los anillos de crecimiento podría revelar la causa de los aumentos en la EiUA observados en *A. araucana*. Además, el análisis de las variaciones en la EiUA de los árboles en tiempos donde la concentración de CO_2 atmosférica se mantuvo relativamente constante, podría revelar el verdadero efecto del aumento del CO_2 del último siglo en el uso que los árboles hacen del agua. También se observó que las variaciones de $\delta^{13}\text{C}$ presentaron una alta correlación espacial en la región, aunque se observaron diferencias en los valores entre los distintos sitios que podrían estar vinculados a diferencias climáticas, principalmente a la precipitación y temperatura. Diferentes estudios de las variaciones interanuales de $\delta^{13}\text{C}$ en sitios de ambiente méxico y xérico y su

comparación con series temporales de precipitación y temperatura, podrían informar la verdadera influencia de estas variables sobre los contenidos de $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ($\delta^{13}\text{C}$) en los anillos de crecimiento, como así también revelar el potencial del $\delta^{13}\text{C}$ como proxy climático.

Finalmente, dadas las respuestas heterogéneas de los árboles al clima y a las condiciones ambientales, y de acuerdo a la situación crítica del estado de conservación de los bosques de *A. araucana*, todas estas posibles futuras líneas de investigación aportarían información relevante para entender mejor la ecología de esta especie y de estos bosques, y para conocer la capacidad adaptativa frente a los cambios ambientales. Se ha mencionado, que el conocimiento sobre la ecología y dinámica de los bosques es fundamental para pronosticar cómo el cambio climático afectará la dinámica de los bosques y la adaptación de las especies frente a los futuros escenarios de cambios en el clima, ya que se ha sugerido que las diferentes respuestas de los bosques pueden llevar a procesos de adaptación, migración y hasta extinción de especies ([Aitken et al., 2008](#)). Esta información también constituiría la base para diseñar y determinar estrategias de mitigación del cambio climático global, como así también para formular estrategias y planes de manejo y conservación de esta emblemática especie en peligro de extinción.

BIBLIOGRAFÍA

- Aagesen, D. (2004). Burning monkey-puzzle: native fire ecology and forest management in northern Patagonia. *Agriculture and Human Values*, 21, 233-242.
- Aceituno, P. (1988). On the functioning of the Southern Oscillation in the South American sector. Part I: surface climate. *Monthly Weather Review*, 106, 505-524.
- Aguilera-Betti, I., Muñoz, A. A., Stahle, D., Figueroa, G., Duarte, F., González-Reyes, Á., Duncan, C., Lara, A., González, M. E., Sheppard P. R., Sauchyn, D., Moreira-Muñoz, A., Toledo-Guerrero, I., Olea, M., Apaz, P., & Fernández, A. (2017). The first millennium-age *Araucaria araucana* in Patagonia. *Tree-Ring Research*, 73, 53-56.
- Ainsworth, C. (2000). Boys and girls come out to play: the molecular biology of dioecious plants. *Annals of Botany*, 86, 211-221.
- Aitken, S. N., Yeaman, S., Holliday, J. A., Wang, T., & Curtis-McLane, S. (2008). Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications*, 1, 95-111.
- Allen, C. D., Macalady, A. K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D. D., E.H. Hogg, E. H., Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J., Allar, G., Running, S. W., Semerci, A., & Cobb, N. (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259, 660-684.
- Almeyda, A., & Saez, S. (1958). *Recopilación de datos climáticos de Chile y mapas sinópticos respectivos*. Ministerio de Agricultura, Santiago de Chile.
- Altman, J., Fibich, P., Santruckova, H., Dolezal, J., Stepanek, P., Kopacek, J., Hunova, I., Oulehle, F., Tumajer, J., & Cienciala, E. (2017). Environmental factors exert strong control over the climate-growth relationships of *Picea abies* in Central Europe. *Science of the Total Environment*, 609, 506-516.
- Ambrose, A. R., Sillett, S. C., & Dawson, T. E. (2009). Effects of tree height on branch hydraulics, leaf structure and gas exchange in California redwoods. *Plant, Cell & Environment*, 32, 743-757.
- Andreu-Hayles, L., Planells, O., Gutiérrez, E., Muntan, E., Helle, G., Anchukaitis, K. J., & Schleser, G. H. (2011). Long tree-ring chronologies reveal 20th century increases in water-use efficiency but no enhancement of tree growth at five Iberian pine forests. *Global Change Biology*, 17, 2095-2112.
- Arco Molina, J. G. (2013). *Dendroclimatología de Araucaria araucana (Molina) K. Koch en el Noroeste Patagónico (Neuquén, Argentina): Análisis de la incidencia de heladas en anillos de crecimiento*. Tesina de Grado. Universidad Nacional de Cuyo.
- Arco Molina, J. G., Hadad, M. A., Patón Domínguez, D., & Roig, F. A. (2016). Tree age and bark thickness as traits linked to frost ring probability on *Araucaria araucana* trees in northern Patagonia. *Dendrochronologia*, 37, 116-125.
- Armesto, J. J., León Lobos, P., & Kalin Arroyo, M. (1995). Los bosques templados del sur de Chile y Argentina: una isla biogeográfica. *Ecología de los Bosques Nativos de Chile*. Santiago, Chile, Editorial Universitaria, pp. 23-28.
- Arneth, A., Lloyd, J., Šantrůčková, H., Bird, M., Grigoryev, S., Kalaschnikov, Y. N., Gleixner, G., & Schulze, E. D. (2002). Response of central Siberian Scots pine to soil

- water deficit and long-term trends in atmospheric CO₂ concentration. *Global Biogeochemical Cycles*, 16, 1-13.
- Aussenac, G. (2000). Interactions between forest stands and microclimate: ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Annals of Forest Science*, 57, 287-301.
- Aussenac, R., Bergeron, Y., Ghotsa Mekontchou, C., Gravel, D., Pilch, K., & Drobyshev, I. (2017). Intraspecific variability in growth response to environmental fluctuations modulates the stabilizing effect of species diversity on forest growth. *Journal of Ecology*. doi: 10.1111/1365-2745.12728
- Baldwin, M. P. (2001). Annular modes in global daily surface pressure. *Geophysical Research Letters*, 28, 4115-4118.
- Barrio-Anta, M., Álvarez González, J. G., Díaz-Maroto, I. J., & Sánchez, C. L. (2004). Relación altura-diámetro generalizada para *Quercus robur* L. en Galicia. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales*, 18, 141-146.
- Barros, V., Cordon, V., Moyano, C., Méndez, R., Forquera, J., & Pizzio, O. (1983). *Cartas de precipitación de la zona oeste de las provincias de Rio Negro y Neuquén*. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional del Comahue, Neuquén, Argentina.
- Barry, R. G. (1992). *Mountain weather and climate*. Psychology Press.
- Battipaglia, G., Saurer, M., Cherubini, P., Calfapietra, C., McCarthy, H. R., Norby, R. J., & Francesca Cotrufo, M. (2013). Elevated CO₂ increases tree-level intrinsic water use efficiency: insights from carbon and oxygen isotope analyses in tree rings across three forest FACE sites. *New Phytologist*, 197, 544-554.
- Beedlow, P. A., Tingey, D. T., Phillips, D. L., Hogsett, W. E., & Olszyk, D. M. (2004). Rising atmospheric CO₂ and carbon sequestration in forests. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2, 315-322.
- Bekessy, S. A., Burgman, M. A., Sleep, D., Stott, A., & Menuccini, M. (2002). Adaptation of Monkey Puzzle to arid environments reflected by regional differences in stable carbon isotope ratio and allocation to root biomass. *International Journal of Forest Genetics*, 9, 63-70.
- Bekessy, S. A., Lara, A., González, M., Cortés, M., Gallo, L., Premoli, A. C., & Newton, A. C. (2004). Variación en *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch (*Araucaria* o *Pehuén*). *Variación intraespecífica en las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina*, Capítulo 9, Chile.
- Belmecheri, S., Maxwell, R. S., Taylor, A. H., Davis, K. J., Freeman, K. H., & Munger, W. J. (2014). Tree-ring $\delta^{13}\text{C}$ tracks flux tower ecosystem productivity estimates in a NE temperate forest. *Environmental Research Letters*, 9, 074011.
- Bert, D., Leavitt, S. W., & Dupouey, J. L. (1997). Variations of wood $\delta^{13}\text{C}$ and water-use efficiency of *Abies alba* during the last century. *Ecology*, 78, 1588-1596.
- Bianchi, E., Villalba, R., Viale, M., Couvreur, F., & Marticorena, R. (2016). New precipitation and temperature grids for northern Patagonia: Advances in relation to global climate grids. *Journal of Meteorological Research*, 30, 38-52.
- Bierzzychudek, P., & Eckhart, V. (1988). Spatial segregation of the sexes of dioecious plants. *The American Naturalist*, 132, 34-43.
- Biondi, F., & Qeadan, F. (2008). A theory-driven approach to tree-ring standardization: defining the biological trend from expected basal area increment. *Tree-Ring Research*, 64, 81-96.

- Boisvenue, C., & Running, S. W. (2006). Impacts of climate change on natural forest productivity—evidence since the middle of the 20th century. *Global Change Biology*, 12, 862-882.
- Bonan, G. B. (2008). Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*, 320, 1444-1449.
- Bond, B. J. (2000). Age-related changes in photosynthesis of woody plants. *Trends in Plant Science*, 5, 349-353.
- Boninsegna, J. A., Argollo, J., Aravena, J. C., Barichivich, J., Christie, D., Ferrero, M. E., Lara, A., Le Quesne, C., Luckman, B. H., Masiokas, M., Morales, M., Oliveira, J. M., Roig, F., Srur, A., & Villalba, R. (2009). Dendroclimatological reconstructions in South America: a review. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 281, 210-228.
- Boyden, S., Binkley, D., & Shepperd, W. (2005). Spatial and temporal patterns in structure, regeneration, and mortality of an old-growth ponderosa pine forest in the Colorado Front Range. *Forest Ecology and Management*, 219, 43-55.
- Brienen, R. J. W., Gloor, E., Clerici, S., Newton, R., Arppe, L., Boom, A., Bottrell, S., Callaghan, M., T. Heaton, T., Helama, S., Helle, G., Leng, M. J., Mielikäinen, K., Oinonen, M., & Timonen, M. (2017). Tree height strongly affects estimates of water-use efficiency responses to climate and CO₂ using isotopes. *Nature Communications*, 8, 288. doi: 10.1038/s41467-017-00225-z
- Brienen, R. J., Gloor, E., & Zuidema, P. A. (2012). Detecting evidence for CO₂ fertilization from tree ring studies: The potential role of sampling biases. *Global Biogeochemical Cycles*, 26, GB1025. doi: 10.1029/2011GB004143
- Brienen, R. J., Wanek, W., & Hietz, P. (2011). Stable carbon isotopes in tree rings indicate improved water use efficiency and drought responses of a tropical dry forest tree species. *Trees-Structure and Function*, 25, 103-113.
- Briffa, K. R., & Jones, P. D. (1990). Basic chronology statistics and assessment. *Methods of dendrochronology: applications in the environmental sciences*. Dordrecht: Kluwer, pp 137-152.
- Briffa, K. R., & Melvin, T. M. (2011). A closer look at regional curve standardization of tree-ring records: justification of the need, a warning of some pitfalls, and suggested improvements in its application. *Dendroclimatology*, Springer Netherlands, pp 113-145.
- Brown, P. M., & Wu, R. (2005). Climate and disturbance forcing of episodic tree recruitment in a southwestern ponderosa pine landscape. *Ecology*, 86, 3030-3038.
- Bunn, A. G. (2008). A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia*, 26, 115-124.
- Bunn, A. G., Hughes, M. K., & Salzer, M. W. (2011). Topographically modified tree-ring chronologies as a potential means to improve paleoclimate inference. *Climatic Change*, 105, 627-634.
- Burns, B. (1991). Regeneration dynamics of *Araucaria araucana*. *Tesis Doctoral*, Universidad de Colorado, Boulder.
- Camarero, J. J., Gazol, A., Galván, J. D., Sangüesa-Barreda, G., & Gutiérrez, E. (2015). Disparate effects of global-change drivers on mountain conifer forests: warming-induced growth enhancement in young trees vs. CO₂ fertilization in old trees from wet sites. *Global Change Biology*, 21, 738-749.

- Candel-Pérez, D., Linares, J. C., Viñegla, B., & Lucas-Borja, M. E. (2012). Assessing climate-growth relationships under contrasting stands of co-occurring Iberian pines along an altitudinal gradient. *Forest Ecology and Management*, 274, 48-57.
- Carey, E. V., Sala, A., Keane, R., & Callaway, R. M. (2001). Are old forests underestimated as global carbon sinks? *Global Change Biology*, 7, 339-344.
- Carrer, M., & Urbinati, C. (2004). Age-dependent tree-ring growth responses to climate in *Larix decidua* and *Pinus cembra*. *Ecology*, 85, 730-740.
- Castagneri, D., Vacchiano, G., Lingua, E., & Motta, R. (2008). Analysis of intraspecific competition in two subalpine Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) stands in Paneveggio (Trento, Italy). *Forest Ecology and Management*, 255, 651-659.
- Castro, M. A. (2009). *Corteza - Especies leñosas de los bosques andino patagónicos, Argentina*. L.O.L.A., Buenos Aires, Argentina, 268 p.
- Cattaneo, N., Pahr, N., Fassola, H., Leporati, J., & Bogino, S. (2013). Sex-related, growth-climate association of *Araucaria angustifolia* in the neotropical ombrophilous woodlands of Argentina. *Dendrochronologia*, 31, 147-152.
- Ceulemans, R., & Mousseau, M. (1994). Tansley review no. 71. Effects of elevated atmospheric CO₂ on woody plants. *New Phytologist*, 127, 425-446.
- Ceulemans, R., Janssens, I. A., & Jach, M. E. (1999). Effects of CO₂ enrichment on trees and forests: lessons to be learned in view of future ecosystem studies. *Annals of Botany*, 84, 577-590.
- Chakravarti, I. M., Laha, R. G., & Roy, J. (1967). Kolmogorov-Smirnov (KS) test. *Handbook of Methods of Applied Statistics*, 1, 392-394.
- Charnov, E. L. (1982). *The theory of sex allocation*. Vol. 18. Princeton Unive.
- Colenutt, M. E., & Luckman, B. H. (1991). Dendrochronological investigation of *Larix lyallii* at Larch Valley, Alberta. *Canadian Journal of Forest Research*, 21, 1222-1233.
- Conover, W. J. (1999). *Practical Nonparametric Statistics*. John Wiley & Sons, Inc., New York.
- Conticello, L., Gandullo, R., Bustamente, A., & Tartaglia, C. (1997). El uso de plantas medicinales por la comunidad Mapuche de San Martín de los Andes, Provincia de Neuquén (Argentina). *Parodiana*, 10, 165-180.
- Cook, E. (1985). *A time series analysis approach to tree ring standardization*. Ph. D. dissertation, University of Arizona, Tucson.
- Cook, E. R., & Kairiukstis, L. A. (1990). *Methods of dendrochronology: applications in the environmental sciences*. Springer Science & Business Media, 357 p.
- Cook, E. R., & Peters, K. (1981). The smoothing spline: a new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies. *Tree-Ring Bulletin*, 41, 45-53.
- Cooley, W., & Lohnes, P. (1971). *Multivariate data analysis*. Wiley, New York.
- Coomes, D. A., & Allen, R. B. (2007). Effects of size, competition and altitude on tree growth. *Journal of Ecology*, 95, 1084-1097.
- Copenheaver, C. A., Crawford, C. J., & Fearer, T. M. (2011). Age-specific responses to climate identified in the growth of *Quercus alba*. *Trees-Structure and Function*, 25, 647-653.
- Coplen, T. B. (1996). New guidelines for reporting stable hydrogen, carbon, and oxygen isotope-ratio data. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 60, 3359-3360.

- D'Arrigo, R. D., & Jacoby, G. C. (1993). Secular trends in high northern latitude temperature reconstructions based on tree rings. *Climatic Change*, 25, 163-177.
- Davis, M. B. (1984). Climatic instability, time lags, and community disequilibrium. *Community Ecology*, Harper and Row, New York, pp. 269-284.
- Day, M. E., Greenwood, M. S., & Diaz-Sala, C. (2002). Age- and size-related trends in woody plant shoot development: regulatory pathways and evidence for genetic control. *Tree Physiology*, 22, 507-513.
- Delph, L. F., Gehring, J. L., Arntz, A. M., Levri, M., & Frey, F. M. (2005). Genetic correlations with floral display lead to sexual dimorphism in the cost of reproduction. *The American Naturalist*, 166(S4), S31-S41.
- Di Filippo, A., Biondi, F., Čufar, K., De Luis, M., Grabner, M., Maugeri, M., Presutti Saba, E., Schirone, B., & Piovesan, G. (2007). Bioclimatology of beech (*Fagus sylvatica* L.) in the Eastern Alps: spatial and altitudinal climatic signals identified through a tree-ring network. *Journal of Biogeography*, 34, 1873-1892.
- Donaldson, J. R., Kruger, E. L., & Lindroth, R. L. (2006). Competition- and resource-mediated tradeoffs between growth and defensive chemistry in trembling aspen (*Populus tremuloides*). *New Phytologist*, 169, 561-570.
- Donoso, C., González, M. E., Cortés, M., González, C., Donoso, P., & Hernández, M. (2008). Poblaciones de araucaria enana (*Araucaria araucana*) en la Cordillera de Nahuelbuta, Chile. *Bosque*, 29, 170-175.
- Dorado Linán, I., Gutiérrez, E., Heinrich, I., Andreu-Hayles, L., Muntán, E., Campelo, F., & Helle, G. (2012). Age effects and climate response in trees: a multi-proxy tree-ring test in old-growth life stages. *European Journal of Forest Research*, 131, 933-944.
- Duncan, R. (1989). An evaluation of errors in tree age estimates based in increment cores in Kahikatea (*Dacrycarpus dacrydioides*). *New Zealand Natural Science*, 16, 31-37.
- Duplancic, M. A. (2011). Germinación de semillas de *Araucaria araucana* provenientes del bosque xérico nor-patagónico. *Multequina*, 20, 113-115.
- Duquesnay, A., Breda, N., Stievenard, M., & Dupouey, J. L. (1998). Changes of tree-ring $\delta^{13}\text{C}$ and water-use efficiency of beech (*Fagus sylvatica* L.) in north-eastern France during the past century. *Plant, Cell & Environment*, 21, 565-572.
- Ebbesmeyer, C. C., Cayan, D. R., McLain, D. R., Nichols, F. H., Peterson, D. H., & Redmond, K. T. (1991). 1976 step in the Pacific climate: forty environmental changes between 1968-1975 and 1977-1984. *Proceedings of the Seventh Annual Pacific Climate (PACCLIM) Workshop*. California Department of Water Resources, Interagency Ecological Studies Program Technical Report 26.
- Ehleringer, J. R. (1993). Variation in leaf carbon isotope discrimination in *Encelia farinosa*: implications for growth, competition, and drought survival. *Oecologia*, 95, 340-346.
- Ehleringer, J. R., & Cerling, T. E. (1995). Atmospheric CO_2 and the ratio of intercellular to ambient CO_2 concentrations in plants. *Tree Physiology*, 15, 105-111.
- Ehleringer, J. R., Hall, A. E., & Farquhar, G. D. (Eds.). (1993). *Stable isotopes and plant carbon-water relations*. Academic Press, New York, 555 pp.
- Esper, J., Cook, E. R., & Schweingruber, F. H. (2002). Low-frequency signals in long tree-ring chronologies for reconstructing past temperature variability. *Science*, 295, 2250-2253.

- Esper, J., Cook, E. R., Krusic, P. J., Peters, K., & Schweingruber, F. H. (2003). Tests of the RCS method for preserving low-frequency variability in long tree-ring chronologies. *Tree-Ring Research*, 59, 81-98.
- Esper, J., Frank, D. C., Wilson, R. J., Büntgen, U., & Treydte, K. (2007). Uniform growth trends among central Asian low-and high-elevation juniper tree sites. *Trees-Structure and Function*, 21, 141-150.
- Esper, J., Niederer, R., Bebi, P., & Frank, D. (2008). Climate signal age effects - Evidence from young and old trees in the Swiss Engadin. *Forest Ecology and Management*, 255, 3783-3789.
- Etheridge, D. M., Steele, L. P., Langenfelds, R. L., Francey, R. J., Barnola, J. M., & Morgan, V. I. (1996). Natural and anthropogenic changes in atmospheric CO₂ over the last 1000 years from air in Antarctic ice and firn. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 101, 4115-4128.
- Fajardo, A., & González, M. E. (2009). Replacement patterns and species coexistence in an Andean Araucaria-Nothofagus forest. *Journal of Vegetation Science*, 20, 1176-1190.
- Farquhar, G. D., & Sharkey, T. D. (1982). Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 33, 317-345.
- Farquhar, G. D., Ehleringer, J. R., & Hubick, K. T. (1989). Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review of Plant Biology*, 40, 503-537.
- Farquhar, G. D., O'Leary, M. H., & Berry, J. A. (1982). On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Functional Plant Biology*, 9, 121-137.
- Fayyaz, P., Zolfaghari, R., & Balapour, S. (2017). Age-dependent response to extreme Mediterranean climate in annual rings of brant's oak (*Quercus brantii* Lindl.). *Dendrobiology*, 78, 32-39. doi: 10.12657/denbio.078.004
- Feng, X. (1999). Trends in intrinsic water-use efficiency of natural trees for the past 100–200 years: a response to atmospheric CO₂ concentration. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 63, 1891-1903.
- Fengel, D. & Wegener, G. (1989). Wood: Chemistry, Ultrastructure, Reactions. Gruyter Publishers, Berlin, NY, 617 pp.
- Filion, L., Payette, S., Gauthier, L., & Boutin, Y. (1986). Light rings in subarctic conifers as a dendrochronological tool. *Quaternary Research*, 26, 272-279.
- Fisher, W. (1958). On grouping for maximum homogeneity. *Journal of the American Statistical Association*, 53, 789–798. doi:10.1080/01621459.1958.10501479
- Forrester, D. I. (2014). The spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests: from pattern to process. *Forest Ecology and Management*, 312, 282-292.
- Francey, R. J., & Farquhar, G. D. (1982). An explanation of ¹³C/¹²C variations in tree rings. *Nature*, 297, 28-31.
- Francey, R. J., Gifford, R. M., Sharkey, T. D., & Weir, B. (1985). Physiological influences on carbon isotope discrimination in huon pine (*Lagarostrobos franklinii*). *Oecologia*, 66, 211-218.
- Frank, D. C., Poulter, B., Saurer, M., Esper, J., Huntingford, C., Helle, G., Treydte, K., Zimmermann, N. E., Schleser, G., Ahlström, A., Ciais, P., Friedlingstein, P., Levis, S., Lomas, M., Sitch, S., Viovy, N., Andreu-Hayles, L., Bednarz, Z., Berninger, F., Boettger, T., D'Alessandro, C. M., Daux, V., Filot, M., Grabner, M., Gutiérrez, E.,

- Haupt, M., Hilasvuori, E., Jungner, H., Kalela-Brundin, M., Krapiec, M., Leuenberger, M., Loader, N. J., Marah, H., Masson-Delmotte, V., Pazdur, A., Pawelczyk, S., Pierre, M., Planells, O., Pukiene, R., Reynolds-Henne, C. E., Rinne, K. T., Saracino, A., Sonninen, E., Stievenard, M., Switsur, V. R., Szczepanek, M., Szychowska-Krapiec, E., Todaro, L., Waterhouse, J., & Weigl, M. (2015). Water-use efficiency and transpiration across European forests during the Anthropocene. *Nature Climate Change*, 5, 579-583.
- Fritts, H. C. (1976). *Tree-rings and Climate*. Academic press. London, England, 490 p.
- Fritts, H. C., & Swetnam, T. W. (1989). Dendroecology: a tool for evaluating variations in past and present forest environments. *Advances in Ecological Research*, 19, 111-188.
- Gagen, M., McCarroll, D., & Edouard, J. L. (2004). Latewood width, maximum density, and stable carbon isotope ratios of pine as climate indicators in a dry subalpine environment, French Alps. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 36, 166-171.
- Gallo, L., F. Letourneau, F., & Vinceti, B. (2004). A modelling case study: options for FGR management in *Araucaria araucana* ecosystems. *Challenges in managing forest genetic resource for livelihoods: examples from Argentina and Brazil*. International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy, pp. 187-210.
- Galván, J. D., Camarero, J. J., & Gutiérrez, E. (2014a). Seeing the trees for the forest: drivers of individual growth responses to climate in *Pinus uncinata* mountain forests. *Journal of Ecology*, 102, 1244-1257.
- Galván, J. D., Camarero, J. J., Ginzler, C., & Büntgen, U. (2014b). Spatial diversity of recent trends in Mediterranean tree growth. *Environmental Research Letters*, 9, 084001.
- Gandullo, R. (2003). Fitosociología de los matorrales de “Ñire” (*Nothofagus Antarctica*), con bosque de “Pehuén” (*Araucaria araucana*), del Parque Provincial Copahue. Interpretación Sintaxonómica. *Candollea*, 58, 163-181.
- Gandullo, R., & Faggi, A. M. (2003). Análisis fitosociológico de los mallines del piso Andino del Parque Provincial Copahue, Neuquén, Argentina. *Kurtziana*, 30, 45-55.
- Gandullo, R., & Faggi, A. M. (2005). Interpretación sintaxonómica de los Humedales del Noroeste de la Provincia del Neuquén. Argentina. *Darwiniana*, 43, 10-29.
- Gandullo, R., & Maletti, R. A. (2004). Diversidad florística del Parque Provincial Copahue, Neuquén, Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 39, 265-281.
- Gandullo, R., Irisarri, J., & Faggi, A. M. (2001). Tipos de vegetación, suelos y temperatura del aire del Parque Provincial Copahue (Neuquén, Argentina). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 3, 13-20.
- Gao, L., Gou, X., Deng, Y., Yang, M., Zhao, Z., & Cao, Z. (2013). Dendroclimatic response of *Picea crassifolia* along an altitudinal gradient in the eastern Qilian Mountains, northwest China. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 45, 491-499.
- Gao, L., Zhang, C., Zhao, X., & Gadow, K. V. (2010). Gender-related climate response of radial growth in dioecious *Fraxinus mandshurica* trees. *Tree-Ring Research*, 66, 105-112.
- García-González, I., Díaz-Vizcaíno, E., & Martínez-Cortizas, A. (1997). Evidence for a common and a species-specific climatic response of Oak and Birch on a Northern Galician site (NW SPAIN) by means of multivariate procedures. *Dendrochronologia*, 15, 119-127.

- Garreaud, R. D., & Aceituno, P. (2007). Atmospheric circulation over South America: Mean features and variability. *The Physical Geography of South America*. Oxford University Press, Oxford, pp. 45-66.
- Garreaud, R. D., Vuille, M., Compagnucci, R., & Marengo, J. (2009). Present-day south american climate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 281, 180-195.
- Giammarchi, F., Cherubini, P., Pretzsch, H., & Tonon, G. (2016). The increase of atmospheric CO₂ affects growth potential and intrinsic water-use efficiency of Norway spruce forests: insights from a multi-stable isotope analysis in tree rings of two Alpine chronosequences. *Trees-Structure and Function*, 31, 503-515.
- Giese, B. S., Urizar, S. C., & Fučkar, N. S. (2002). Southern Hemisphere origins of the 1976 climate shift. *Geophysical research letters*, 29, 1014. doi: 10.1029/2001GL013268
- Gillett, N. P., Kell, T. D., & Jones, P. D. (2006). Regional climate impacts of the Southern Annular Mode. *Geophysical Research Letters*, 33, L23704, doi: 10.1029/2006GL027721
- Golluscio, R. A., León, R. J. C., & Perelman, S. B. (1982). Caracterización fitosociológica de la estepa del Oeste de Chubut; su relación con el gradiente ambiental. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 21, 299-324.
- Gómez-Aparicio, L., & Canham, C. D. (2008). Neighborhood models of the effects of invasive tree species on ecosystem processes. *Ecological Monographs*, 78, 69-86.
- Gómez-Aparicio, L., García-Valdés, R., Ruíz-Benito, P., & Zavala, M. A. (2011). Disentangling the relative importance of climate, size and competition on tree growth in Iberian forests: implications for forest management under global change. *Global Change Biology*, 17, 2400-2414.
- González, M. E., & Veblen, T. T. (2006). Climatic influences on fire in *Araucaria araucana*-*Nothofagus* forests in the Andean cordillera of south-central Chile. *Ecoscience*, 13, 342-350.
- Grace, J., & Norton, D. A. (1990). Climate and growth of *Pinus sylvestris* at its upper altitudinal limit in Scotland: evidence from tree growth-rings. *The Journal of Ecology*, 78, 601-610.
- Graham, R. L., Turner, M. G., & Dale, V. H. (1990). How increasing CO₂ and climate change affect forests. *BioScience*, 40, 575-587.
- Hadad, M. A. (2013). *Análisis florístico-dendrocronológico de los bosques xéricos de Araucaria araucana (Araucariaceae) en el contacto con la estepa patagónica en Neuquén, Argentina*. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Córdoba, 155 p.
- Hadad, M. A., & Roig, F. A. (2016). Sex-related climate sensitivity of *Araucaria araucana* Patagonian forest-steppe ecotone. *Forest Ecology and Management*, 362, 130-141.
- Hadad, M. A., Roig Juñent, F. A., Boninsegna, J. A., & Patón, D. (2015). Age effects on the climatic signal in *Araucaria araucana* from xeric sites in Patagonia, Argentina. *Plant Ecology & Diversity*, 8, 343-351.
- Hamed, K. H., & Rao, A. R. (1998). A modified Mann-Kendall trend test for autocorrelated data. *Journal of Hydrology*, 204, 182-196.
- Hansen, A., & Dale, V. (2001). Biodiversity in US forests under global climate change. *Ecosystems*, 4, 161-163.

- Hansen, J., & Beck, E. (1990). The fate and path of assimilation products in the stem of 8-year-old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees. *Trees-Structure and Function*, 4, 16-21.
- Hansen, J., Sato, M., Ruedy, R., Lo, K., Lea, D. W., & Medina-Elizade, M. (2006). Global temperature change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103, 14288-14293.
- Hartmann, B., & Wendler, G. (2005). The significance of the 1976 Pacific climate shift in the climatology of Alaska. *Journal of Climate*, 18, 4824-4839.
- He, F., & Duncan, R. P. (2000). Density-dependent effects on tree survival in an old-growth Douglas fir forest. *Journal of Ecology*, 88, 676-688.
- He, M., Yang, B., & Bräuning, A. (2013). Tree growth-climate relationships of *Juniperus tibetica* along an altitudinal gradient on the southern Tibetan Plateau. *Trees-Structure and Function*, 27, 429-439.
- Hietz, P., Wanek, W., & Dünisch, O. (2005). Long-term trends in cellulose $\delta^{13}\text{C}$ and water-use efficiency of tropical *Cedrela* and *Swietenia* from Brazil. *Tree Physiology*, 25, 745-752.
- Hill, S. A., Waterhouse, J. S., Field, E. M., Switsur, V. R., & Ap Rees, T. (1995). Rapid recycling of triose phosphates in oak stem tissue. *Plant, Cell & Environment*, 18, 931-936.
- Hinckley, T. M., Lachenbruch, B., Meinzer, F. C., & Dawson, T. E. (2011). A lifespan perspective on integrating structure and function in trees. *Size-and Age-related Changes in Tree Structure and Function*. Springer Netherlands, pp. 3-30.
- Holmes, R. L. (1983). Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin*, 43, 69-78.
- Hossaert-McKey, M., & Jarry, M. (1992). Spatial and temporal patterns of investment in growth and sexual reproduction in two stoloniferous species, *Lathyrus latifolius* and *L. sylvestris*. *Journal of Ecology*, 80, 555-565.
- Huang, J. G., Bergeron, Y., Denneler, B., Berninger, F., & Tardif, J. (2007). Response of forest trees to increased atmospheric CO_2 . *Critical Reviews in Plant Sciences*, 26, 265-283.
- Hubbard, R. M., Bond, B. J., & Ryan, M. G. (1999). Evidence that hydraulic conductance limits photosynthesis in old *Pinus ponderosa* trees. *Tree Physiology*, 19, 165-172.
- Hughes, L. (2000). Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 56-61.
- Hughes, M. K., Kelly, P. M., Pilcher, J. R., & LaMarche, V. C. (1982). *Climate from tree rings*. Cambridge University Press, 223 p.
- Huo, Y., Gou, X., Liu, W., Li, J., Zhang, F., & Fang, K. (2017). Climate-growth relationships of Schrenk spruce (*Picea schrenkiana*) along an altitudinal gradient in the western Tianshan mountains, northwest China. *Trees-Structure and Function*, 31, 429-439.
- IPCC. (2007). Climate Change 2007: Synthesis Report. *Contribution of Working Group I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, Geneva, Suiza, 104 p.
- Iszkuło, G., & Boratyński, A. (2011). Initial period of sexual maturity determines the greater growth rate of male over female in the dioecious tree *Juniperus communis* subsp. *communis*. *Acta Oecologica*, 37, 99-102.

- Jacoby, G. C., & D'Arrigo, R. (1989). Reconstructed Northern Hemisphere annual temperature since 1671 based on high-latitude tree-ring data from North America. *Climatic Change*, 14, 39-59.
- Jara, J. C. L. (2011). *Relaciones entre el crecimiento de Nothofagus betuloides y el clima local y de gran escala en bosques subantárticos de la Isla Navarino*. Tesina de Grado, Universidad Austral de Chile, Valdivia, 35 p.
- Jönsson, K. I., & Tuomi, J. (1994). Costs of reproduction in a historical perspective. *Trends in Ecology & Evolution*, 9, 304-307.
- Juaneda, E. F. (2017). *Los bosques de Araucaria araucana ("Pehuén") (Molina) K. Koch en la Sierra del Chachil, Neuquén, Argentina: relación espacial con otras cronologías de la región y análisis dendroclimático*. Tesina de Grado, Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza, Argentina, 86 p.
- Jump, A. S., Hunt, J. M., & Penuelas, J. (2006). Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*. *Global Change Biology*, 12, 2163-2174.
- Jump, A. S., Mátyás, C., & Peñuelas, J. (2009). The altitude-for-latitude disparity in the range retractions of woody species. *Trends in Ecology & Evolution*, 24, 694-701.
- Kagawa, A., Sugimoto, A., & Maximov, T. C. (2006). Seasonal course of translocation, storage and remobilization of ¹³C pulse-labeled photoassimilate in naturally growing *Larix gmelinii* saplings. *New Phytologist*, 171, 793-804.
- Kaplan, J. O., Krumhardt, K. M., & Zimmermann, N. E. (2012). The effects of land use and climate change on the carbon cycle of Europe over the past 500 years. *Global Change Biology*, 18, 902-914.
- Karl, T. R., & Trenberth, K. E. (2003). Modern global climate change. *Science*, 302, 1719-1723.
- Keeling, R. F., Walker, S. J., Piper, S. C., & Bollenbacher, A. F. (2015). *Monthly atmospheric CO₂ concentration data (1958 to present) derived from in situ air measurements at Mauna Loa Observatory, Hawaii*.
- Keenan, T. F., Hollinger, D. Y., Bohrer, G., Dragoni, D., Munger, J. W., Schmid, H. P., & Richardson, A. D. (2013). Increase in forest water-use efficiency as atmospheric carbon dioxide concentrations rise. *Nature*, 499, 324-327.
- Kidson, J. W. (1999). Principal modes of Southern Hemisphere low-frequency variability obtained from NCEP-NCAR reanalyses. *Journal of Climate*, 12, 2808-2830.
- Knapp, P. A., & Soule, P. T. (2011). Increasing water-use efficiency and age-specific growth responses of old-growth ponderosa pine trees in the Northern Rockies. *Global Change Biology*, 17, 631-641.
- Knapp, P. A., Soule, P. T., & Grissino-Mayer, H. D. (2001). Detecting potential regional effects of increased atmospheric CO₂ on growth rates of western juniper. *Global Change Biology*, 7, 903-917.
- Körner, C. (2000). Biosphere responses to CO₂ enrichment. *Ecological Applications*, 10, 1590-1619.
- Körner, C. (2006). Plant CO₂ responses: an issue of definition, time and resource supply. *New Phytologist*, 172, 393-411.
- Körner, C. (2013). Growth controls photosynthesis - Mostly. *Nova Acta Leopoldina NF*, 114, 273-283.

- Körner, C., Asshoff, R., Bignucolo, O., Hättenschwiler, S., Keel, S. G., Peláez-Riedl, S., Pepin, S., Siegwolf, R. T. W., & Zotz, G. (2005). Carbon flux and growth in mature deciduous forest trees exposed to elevated CO₂. *Science*, 309, 1360-1362.
- Krämer, S., Miller, P. M., & Eddleman, L. E. (1996). Root system morphology and development of seedling and juvenile *Juniperus occidentalis*. *Forest Ecology and Management*, 86, 229-240.
- LaMarche Jr, V. C., Graybill, D. A., Fritts, H. C., & Rose, M. R. (1984). Increasing atmospheric carbon dioxide: tree ring evidence for growth enhancement in natural vegetation. *Science*, 225, 1019-1022.
- LaMarche, V., Holmes, R., Donwiddie, P., & Drew, L. (1979). *Tree-ring chronologies of the southern hemisphere*. University of Arizona.
- Lara, A., & Villalba, R. (1993). A 3620-year temperature record from *Fitzroya cupressoides* tree rings in southern South America. *Science*, 260, 1104-1104.
- Larsen, D. R., & Hann, D. W. (1987). *Height-diameter equations for seventeen tree species in southwest Oregon*. Corvallis, OR: Forest Research Laboratory, College of Forestry, Oregon State University.
- Lavergne, A., Daux, V., Villalba, R., Pierre, M., Stievenard, M., & Srur, A. M. (2017). Improvement of isotope-based climate reconstructions in Patagonia through a better understanding of climate influences on isotopic fractionation in tree rings. *Earth and Planetary Science Letters*, 459, 372-380.
- Le Quesne, C., Stahle, D. W., Cleaveland, M. K., Therrell, M. D., Aravena, J. C., & Barichivich, J. (2006). Ancient Austrocedrus tree-ring chronologies used to reconstruct central Chile precipitation variability from AD 1200 to 2000. *Journal of Climate*, 19, 5731-5744.
- Leavitt, S. W., & Lara, A. (1994). South American tree rings show declining $\delta^{13}\text{C}$ trend. *Tellus B*, 46, 152-157.
- Leavitt, S. W., & Long, A. (1983). An atmospheric $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ reconstruction generated through removal of climate effects from tree-ring $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ measurements. *Tellus B*, 35, 92-102.
- Leavitt, S. W., & Long, A. (1984). Sampling strategy for stable carbon isotope analysis of tree rings in pine. *Nature*, 311, 145-147.
- Lebourgeois, F., Eberle, P., Mérian, P., & Seynave, I. (2014). Social status-mediated tree-ring responses to climate of *Abies alba* and *Fagus sylvatica* shift in importance with increasing stand basal area. *Forest Ecology and Management*, 328, 209-218.
- León, R. J.C., Bran, D., Collantes, M., Paruelo, J. M., & Soriano, A. (1998). Grandes unidades de vegetación de la patagonia extra Andina. *Ecología Austral*, 8, 125-144.
- Levanič, T., Gričar, J., Gagen, M., Jalkanen, R., Loader, N. J., McCarroll, D., Oven, P., & Robertson, I. (2009). The climate sensitivity of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] in the southeastern European Alps. *Trees-Structure and Function*, 23, 169.
- Lévesque, M., Siegwolf, R., Saurer, M., Eilmann, B., & Rigling, A. (2014). Increased water-use efficiency does not lead to enhanced tree growth under xeric and mesic conditions. *New Phytologist*, 203, 94-109.
- Li, X., Liang, E., Gričar, J., Prislan, P., Rossi, S., & Čufar, K. (2012). Age dependence of xylogenesis and its climatic sensitivity in Smith fir on the south-eastern Tibetan Plateau. *Tree Physiology*, 33, 48-56.

- Liang, E., Wang, Y., Xu, Y., Liu, B., & Shao, X. (2010). Growth variation in *Abies georgei* var. *smithii* along altitudinal gradients in the Sygera Mountains, southeastern Tibetan Plateau. *Trees – Structure and Function*, 24, 363-373.
- Lieberman, D., Lieberman, M., Hartshorn, G., & Peralta, R. (1985). Growth rates and age-size relationships of tropical wet forest trees in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 1, 97-109.
- Lieberman, M., & Lieberman, D. (1985). Simulation of growth curves from periodic increment data. *Ecology*, 66, 632-635.
- Linares, J. C., & Camarero, J. J. (2012). From pattern to process: linking intrinsic water-use efficiency to drought-induced forest decline. *Global Change Biology*, 18, 1000-1015.
- Linares, J. C., Camarero, J. J., & Carreira, J. A. (2010). Competition modulates the adaptation capacity of forests to climatic stress: insights from recent growth decline and death in relict stands of the Mediterranean fir *Abies pinsapo*. *Journal of Ecology*, 98, 592-603.
- Linderholm, H. W., & Linderholm, K. (2004). Age-dependent climate sensitivity of *Pinus sylvestris* L. in the central Scandinavian Mountains. *Boreal Environment Research*, 9, 307-318.
- Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., Garcia-Gonzalo, J., Seidl, R., Delzon, S., Corona, P., Kolström, M., Lexer, M. J., & Marchetti, M. (2010). Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 259, 698-709.
- Liu, X., Shao, X., Liang, E., Zhao, L., Chen, T., Qin, D., & Ren, J. (2007). Species-dependent responses of juniper and spruce to increasing CO₂ concentration and to climate in semi-arid and arid areas of northwestern China. *Plant Ecology*, 193, 195-209.
- Loader, N. J., Robertson, I., Barker, A. C., Switsur, V. R., & Waterhouse, J. S. (1997). An improved technique for the batch processing of small wholewood samples to α -cellulose. *Chemical Geology*, 136, 313-317.
- López Bernal, P. M., Defossé, G. E., Quinteros, P. C., & Bava, J. O. (2012). Sustainable management of Lenga (*Nothofagus pumilio*) forests through group selection system. *Sustainable Forest Management-Current Research*. InTech.
- Luyssaert, S., Schulze, E. D., Börner, A., Knohl, A., Hessenmöller, D., Law, B. E., Ciais, P., & Grace, J. (2008). Old-growth forests as global carbon sinks. *Nature*, 455, 213-215.
- Lyu, L., Suvanto, S., Nöjd, P., Henttonen, H. M., Mäkinen, H., & Qi-Bin, Z. (2017). Tree growth and its climate signal along latitudinal and altitudinal gradients: comparison of tree rings between Finland and the Tibetan Plateau. *Biogeosciences*, 14, 3083-3095.
- Marshall, G. J. (2003). Trends in the Southern Annular Mode from observations and reanalyses. *Journal of Climate*, 16, 4134-4143.
- Marshall, J. D., & Monserud, R. A. (1996). Homeostatic gas-exchange parameters inferred from ¹³C/¹²C in tree rings of conifers. *Oecologia*, 105, 13-21.
- Martínez-Vilalta, J., López, B. C., Adell, N., Badiella, L., & Ninyerola, M. (2008). Twentieth century increase of Scots pine radial growth in NE Spain shows strong climate interactions. *Global Change Biology*, 14, 2868-2881.
- Massei, G., Watkins, R., & Hartley, S. E. (2006). Sex-related growth and secondary compounds in *Juniperus oxycedrus macrocarpa*. *Acta Oecologica*, 29, 135-140.

- Matskovsky, V., & Helama, S. (2016). Direct transformation of tree-ring measurements into palaeoclimate reconstructions in three-dimensional space. *The Holocene*, 26, 439-449.
- Maxime, C., & Hendrik, D. (2011). Effects of climate on diameter growth of co-occurring *Fagus sylvatica* and *Abies alba* along an altitudinal gradient. *Trees – Structure and Function*, 25, 265-276.
- McCarroll, D., & Loader, N. J. (2004). Stable isotopes in tree rings. *Quaternary Science Reviews*, 23, 771-801.
- McDowell, N. G., Bond, B. J., Dickman, L. T., Ryan, M. G., & Whitehead, D. (2011). Relationships between tree height and carbon isotope discrimination. *Size and age-related changes in tree structure and function*. Springer Netherlands, pp. 255-286.
- McMahon, S. M., Parker, G. G., & Miller, D. R. (2010). Evidence for a recent increase in forest growth. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107, 3611-3615.
- Mehtätalo, L., De Miguel, S., & Gregoire, T. G. (2015). Modeling height-diameter curves for prediction. *Canadian Journal of Forest Research*, 45, 826-837.
- Mencuccini, M., Martínez-Vilalta, J., Vanderklein, D., Hamid, H. A., Korakaki, E., Lee, S., & Michiels, B. (2005). Size-mediated ageing reduces vigour in trees. *Ecology Letters*, 8, 1183-1190.
- Miller, A. J., Cayan, D. R., Barnett, T. P., Graham, N. E., & Oberhuber, J. M. (1994). The 1976-77 climate shift of the Pacific Ocean. *Oceanography*, 7, 21-26.
- Mitchell, T. D., & Jones, P. D. (2005). An improved method of constructing a database of monthly climate observations and associated high-resolution grids. *International Journal of Climatology*, 25, 693-712.
- Montaldo, P. (1974). La bioecología de la *Araucaria araucana* (Mol.) C. Koch. *Boletín 46/48*. Instituto Forestal Latinoamericano de Investigaciones y Capacitación, Mérida, Venezuela.
- Montesinos, D., De Luis, M., Verdú, M., Raventós, J., & García-Fayos, P. (2006). When, how and how much: gender-specific resource-use strategies in the dioecious tree *Juniperus thurifera*. *Annals of Botany*, 98, 885-889.
- Morales, M. S., Christie, D. A., Villalba, R., Argollo, J., Pacajes, J., Silva, J. S., Álvarez, C. A., Llancabure, J. C., & Gamboa, C. S. (2012). Precipitation changes in the South American Altiplano since 1300 AD reconstructed by tree-rings. *Climate of the Past*, 8, 653-666.
- Mundo, A. I. (2011). *Historia de incendios en bosques de Araucaria araucana (Molina) K. Koch de Argentina a través de un análisis dendroecológico*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, La Plata. 163 p.
- Mundo, A. I., Roig Juñent, F. A., Villalba, R., Kitzberger, T., & Barrera, M. D. (2012a). *Araucaria araucana* tree-ring chronologies in Argentina: spatial variations and climate influences. *Trees-Structure and Function*, 26, 443-458.
- Mundo, I. A., Masiokas, M. H., Villalba, R., Morales, M. S., Neukom, R., Le Quesne, C., Urrutia, R. B., & Lara, A. (2012b). Multi-century tree-ring based reconstruction of the Neuquén River streamflow, northern Patagonia, Argentina. *Climate of the Past*, 8, 815-829.
- Muñoz Ibañez, R. (1984). *Análisis de la productividad de semillas de Araucaria araucana (Mol.) C. Koch, en el Área de Lonquimay-IX Región*. Universidad de Chile, Chile.
- Muñoz, A. A., Barichivich, J., Christie, D. A., Dorigo, W., Sauchyn, D., González-Reyes, Á., Villalba, R., Lara, A., Riquelme, N., & González, M. E. (2014). Patterns and

- drivers of *Araucaria araucana* forest growth along a biophysical gradient in the northern Patagonian Andes: linking tree rings with satellite observations of soil moisture. *Austral Ecology*, 39, 158-169.
- Navarro-Cerrillo, R. M., Sánchez-Salguero, R., Manzanedo, R. D., Camarero, J. J., & Fernández-Cancio, Á. (2014). Site and age condition the growth responses to climate and drought of relict *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* populations in Southern Spain. *Tree-Ring Research*, 70, 145-155.
- Niinemets, Ü. (2010). Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants: past stress history, stress interactions, tolerance and acclimation. *Forest Ecology and Management*, 260, 1623-1639.
- Nock, C. A., Baker, P. J., Wanek, W., Leis, A., Grabner, M., Bunyavejchewin, S., & Hietz, P. (2011). Long-term increases in intrinsic water-use efficiency do not lead to increased stem growth in a tropical monsoon forest in western Thailand. *Global Change Biology*, 17, 1049-1063.
- North, M., Chen, J., Oakley, B., Song, B., Rudnicki, M., Gray, A., & Innes, J. (2004). Forest stand structure and pattern of old-growth western hemlock/Douglas-fir and mixed-conifer forests. *Forest Science*, 50, 299-311.
- Núñez, C. I., Núñez, M. A., & Kitzberger, T. (2008). Sex-related spatial segregation and growth in a dioecious conifer along environmental gradients in northwestern Patagonia. *Écoscience*, 15, 73-80.
- Obeso, J. R. (2002). The costs of reproduction in plants. *New Phytologist*, 155, 321-348.
- Olano, J. M., García-Cervigón, A. I., Arzac, A., & Rozas, V. (2015). Intra-annual wood density fluctuations and tree-ring width patterns are sex-and site-dependent in the dioecious conifer *Juniperus thurifera* L. *Trees-Structure and Function*, 29, 1341-1353.
- Oliver, C. D., & Larson, B. C. (1996). *Forest stand dynamics: updated edition*. John Wiley and sons.
- Ortiz, P. L., Arista, M., & Talavera, S. (2002). Sex ratio and reproductive effort in the dioecious *Juniperus communis* subsp. *alpina* (Suter) Čelak.(Cupressaceae) along an altitudinal gradient. *Annals of Botany*, 89, 205-211.
- Peña, O., & Gandullo, R. (2003). Vegetación del Parque Copahue. Aplicación de una metodología bioclimática mediante el uso de información satelital y SIG. *Boletín Geográfico*, 23, 51-70.
- Peñuelas, J., & Boada, M. (2003). A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology*, 9, 131-140.
- Peñuelas, J., Canadell, J. G., & Ogaya, R. (2011). Increased water-use efficiency during the 20th century did not translate into enhanced tree growth. *Global Ecology and Biogeography*, 20, 597-608.
- Peñuelas, J., Hunt, J. M., Ogaya, R., & Jump, A. S. (2008). Twentieth century changes of tree-ring $\delta^{13}\text{C}$ at the southern range-edge of *Fagus sylvatica*: increasing water-use efficiency does not avoid the growth decline induced by warming at low altitudes. *Global Change Biology*, 14, 1076-1088.
- Pereira H., Graça, J. & Rodrigues, J.C. (2003). Wood Chemistry in relation to quality. En *Wood Quality and its Biological Basis*. Blackwell Publishing, Oxford, UK. 226 pp.
- Peters, K., Jacoby, G., & Cook, E. (1981). Principal components analysis of tree-ring sites. *Tree-Ring Bulletin*, 41, 1-19.

- Petry, W. K., Soule, J. D., Iler, A. M., Chicas-Mosier, A., Inouye, D. W., Miller, T. E., & Mooney, K. A. (2016). Sex-specific responses to climate change in plants alter population sex ratio and performance. *Science*, 353, 69-71.
- Pettitt, A. N. (1979). A non-parametric approach to the change-point problem. *Applied Statistics*, 28, 126-135. doi: 10.2307/2346729
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., & R Core Team (2017). *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R package version 3.1-131, URL: <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>
- Pinto, P. E., Bontemps, J. D., Pierrat, J. C., Franceschini, T., Gelhaye, P., Gégout, J. C., & Leban, J. M. (2016). Investigating the possible impact of atmospheric CO₂ increase on *Araucaria araucana* wood density. *European Journal of Forest Research*, 135, 389-401.
- Pohlert, T. (2014). *The pairwise multiple comparison of mean ranks package (PMCMR)*. R package, 2004-2006.
- Pretzsch, H., & Dieler, J. (2011). The dependency of the size-growth relationship of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* [L.] in forest stands on long-term site conditions, drought events, and ozone stress. *Trees-Structure and Function*, 25, 355-369.
- Primicia, I., Camarero, J. J., Janda, P., Čada, V., Morrissey, R. C., Trotsiuk, V., Bače, R., Teodosiu, M., & Svoboda, M. (2015). Age, competition, disturbance and elevation effects on tree and stand growth response of primary *Picea abies* forest to climate. *Forest Ecology and Management*, 354, 77-86.
- Prohaska, F. (1976). The climate of Argentina, Paraguay and Uruguay. *Climates of Central and South America*, Vol. 12. Elsevier, Amsterdam-Oxford-New York, pp. 13-112.
- R Core Team. (2016) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rao, M. R., Nair, P. K. R., & Ong, C. K. (1998). Biophysical interactions in tropical agroforestry systems. *Agroforestry Systems*, 38, 3-50.
- Rebertus, A. J., Burns, B. R., & Veblen, T. T. (1991). Stand dynamics of *Pinus flexilis*-dominated subalpine forests in the Colorado Front Range. *Journal of Vegetation Science*, 2, 445-458.
- Rhoads, A. S. (1923). The formation and pathological anatomy of frost rings in conifers injured by late frosts. *United States Department of Agriculture*, 1131.
- Robertson, A., Overpeck, J., Rind, D., Mosley-Thompson, E., Zielinski, G., Lean, J., Koch, D., Penner, J., Tegen, I., & Healy, R. (2001). Hypothesized climate forcing time series for the last 500 years. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 106, 14783-14803.
- Robertson, I., Rolfe, J., Switsur, V. R., Carter, A. H. C., Hall, M. A., Barker, A. C., & Waterhouse, J. S. (1997). Signal strength and climate relationships in ¹³C/¹²C ratios of tree ring cellulose from oak in southwest Finland. *Geophysical Research Letters*, 24, 1487-1490.
- Rodríguez-Catón, M., Villalba, R., Srur, A. M., & Luckman, B. (2015). Long-term trends in radial growth associated with *Nothofagus pumilio* forest decline in Patagonia: Integrating local-into regional-scale patterns. *Forest Ecology and Management*, 339, 44-56.

- Roig, F. A. (1998). La vegetación de la Patagonia. *Flora Patagónica*. Colección Científica INTA 8, Buenos Aires, Argentina, pp. 48-174.
- Roig, F. A., & Villalba, R. (2008). Understanding climate from Patagonian tree rings. *Developments in Quaternary Science*, 11, 411-435.
- Roig, F. A., Boninsegna, J. A., Holmes, R. L. (1992). Growth rates in diameter, basal area, and height of *Pilgerodendron uviferum*; relationship between growth index and germination. *Trees-Structure and Function*, 6, 199-203.
- Roig, F. A., Le-Quesne, C., Boninsegna, J. A., Briffa, K. R., Lara, A., Grudd, H., Jones, P. D., & Villagrán, C. (2001). Climate variability 50,000 years ago in mid-latitude Chile as reconstructed from tree rings. *Nature*, 410, 567-570.
- Roig, F., Hadad, M., Moreno, C., Gandullo, R., Piraino, S., Martínez, E., González, M., Arco, J., Bendini, M., Boninsegna, J. A., Peralta, I., Barrio, E., Bottero, R., Patón Domínguez, D., Juaneda, E., Trevizor, T., & Duplancic, A. (2014). Hiatos de regeneración del bosque de *Araucaria araucana* en Patagonia: vinculaciones al uso de tierra y desertificación regional. *Zonas Áridas*, 15, 326-348.
- Rolland, C., Michalet, R., Desplanque, C., Petetin, A., & Aimé, S. (1999). Ecological requirements of *Abies alba* in the French Alps derived from dendro-ecological analysis. *Journal of Vegetation Science*, 10, 297-306.
- Rossi, S., Deslauriers, A., Anfodillo, T., & Carrer, M. (2008). Age-dependent xylogenesis in timberline conifers. *New Phytologist*, 177, 199-208.
- Rovere, A. E., Aizen, M., & Kitzberger, T. (2003). Growth and climatic response of male and female trees of *Austrocedrus chilensis*, a dioecious conifer from the temperate forests of southern South America. *EcoScience*, 10, 195-203.
- Rozas, V., DeSoto, L., & Olano, J. M. (2009). Sex-specific, age-dependent sensitivity of tree-ring growth to climate in the dioecious tree *Juniperus thurifera*. *New Phytologist*, 182, 687-697.
- Ryan, M. G., & Yoder, B. J. (1997). Hydraulic limits to tree height and tree growth. *Bioscience*, 47, 235-242.
- Ryan, M. G., Binkley, D., & Fownes, J. H. (1997). Age-related decline in forest productivity: pattern and process. *Advances in Ecological Research*, 27, 213-262.
- Ryan, M. G., Phillips, N., & Bond, B. J. (2006). The hydraulic limitation hypothesis revisited. *Plant, Cell & Environment*, 29, 367-381.
- Salzer, M. W., Hughes, M. K., Bunn, A. G., & Kipfmüller, K. F. (2009). Recent unprecedented tree-ring growth in bristlecone pine at the highest elevations and possible causes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 20348-20353.
- Sánchez-Salguero, R., Linares, J. C., Camarero, J. J., Madrigal-González, J., Hevia, A., Sánchez-Miranda, Á., Ballesteros-Cánovas, J. A., Alfaro-Sánchez, R., García-Cervigón, A. I., Bigler, C., & Rigling, A. (2015). Disentangling the effects of competition and climate on individual tree growth: a retrospective and dynamic approach in Scots pine. *Forest Ecology and Management*, 358, 12-25.
- Sanguinetti, J. (2008). *Producción y predación de semillas, efectos de corto y largo plazo sobre el reclutamiento de plántulas. Caso de estudio: Araucaria araucana*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Comahue, Bariloche.
- Sanguinetti, J., & Kitzberger, T. (2008). Patterns and mechanisms of mast seeding in the large-seeded southern hemisphere conifer *Araucaria araucana*. *Austral Ecology*, 33, 78-87.

- Sanguinetti, J., & Kitzberger, T. (2009). *Araucaria araucana* temporal and spatial seedling establishment patterns: mastings, seed predation and understory vegetation effects. *Revista Chilena de Historia Natural*, 82, 319-335.
- Saunders, M. R., & Wagner, R. G. (2008). Height-diameter models with random coefficients and site variables for tree species of Central Maine. *Annals of Forest Science*, 65(2), 1-10.
- Saurer, M., Borella, S., Schweingruber, F., & Siegwolf, R. (1997). Stable carbon isotopes in tree rings of beech: climatic versus site-related influences. *Trees-Structure and Function*, 11, 291-297.
- Saurer, M., Siegenthaler, U., & Schweingruber, F. (1995). The climate-carbon isotope relationship in tree rings and the significance of site conditions. *Tellus*, 47B, 320-330.
- Saurer, M., Siegwolf, R. T., & Schweingruber, F. H. (2004). Carbon isotope discrimination indicates improving water-use efficiency of trees in northern Eurasia over the last 100 years. *Global Change Biology*, 10, 2109-2120.
- Saurer, M., Spahni, R., Frank, D. C., Joos, F., Leuenberger, M., Loader, N. J., McCarroll, D., Gagen, M., Poulter, B., Siegwolf, R. T., Andreu-Hayles, L., Boettger, T., Dorado Liñán, I., Fairchild, I. J., Friedrich, M., Gutierrez, E., Haupt, M., Hiltunen, E., Heinrich, I., Helle, G., Grudd, H., Jalkanen, R., Levanič, T., Linderholm, H. W., Robertson, I., Sonninen, E., Treydte, K., Waterhouse, J. S., Woodley, E. J., Wynn, P. M., & Young, G. H. (2014). Spatial variability and temporal trends in water-use efficiency of European forests. *Global Change Biology*, 20, 3700-3712.
- Savva, Y., Oleksyn, J., Reich, P. B., Tjoelker, M. G., Vaganov, E. A., & Modrzyński, J. (2006). Interannual growth response of Norway spruce to climate along an altitudinal gradient in the Tatra Mountains, Poland. *Trees-Structure and Function*, 20, 735-746.
- Scarpati, O. E., Botana, M. I., Capriolo, A. D., Pohl Schnake, V., Puga, Y., & Salaverry, E. (2011). Present characteristics of Northwestern Patagonia (Argentina). *Water*, 3, 576-589.
- Scheidegger, Y., Saurer, M., Bahn, M., & Siegwolf, R. (2000). Linking stable oxygen and carbon isotopes with stomatal conductance and photosynthetic capacity: a conceptual model. *Oecologia*, 125, 350-357.
- Schleser, G. H., & Jayasekera, R. (1985). $\delta^{13}\text{C}$ -variations of leaves in forests as an indication of reassimilated CO_2 from the soil. *Oecologia*, 65, 536-542.
- Schlichter, T., & Laclau, P. (1998). Ecotono estepa-bosque y plantaciones forestales en la Patagonia norte. *Ecología Austral*, 8, 285-296.
- Schmidt, H. (1977). Dinámica de un bosque virgen de *Araucaria-Lenga* (Chile). *Bosque*, 2, 3-11.
- Schollaen, K., Baschek, H., Heinrich, I., & Helle, G. (2015). An improved guideline for rapid and precise sample preparation of tree-ring stable isotope analysis. *Biogeosciences Discuss*, 12, 1-37.
- Schulman, E. (1954). Longevity under adversity in conifers. *Science*, 119, 396-399.
- Schulman, E. (1956). *Dendroclimatic changes in semiarid America*. University of Arizona Press, Tucson.
- Schweingruber, F. H. (1983). *Der Jahrring-Standorte, Methodik, Zeit und Klima in der Dendrochronologie*. Bern, Paul Haupt.
- Sellers, P. J., Bounoua, L., Collatz, G. J., Randall, D. A., Dazlich, D. A., Los, S. O., Berry, J. A., Fung, I., Tucker, C. J., Field, C. B., & Jensen, T. G. (1996). Comparison of

- radiative and physiological effects of doubled atmospheric CO₂ on climate. *Science*, 271, 1402-1406.
- Sen, P. K. (1968). Estimates of the regression coefficient based on Kendall's tau. *Journal of the American Statistical Association*, 63, 1379-1389.
- Seoane, J. (2014). ¿Modelos mixtos (lineales)? Una introducción para el usuario temeroso. *Etología*, 24, 15-37.
- Shiyatov, S. G. (1986). *Dendrochronology at the upper treeline in the Ural Mountains*. Nauka, Moscow.
- Shrestha, K. B., Chhetri, P. K., & Bista, R. (2017). Growth responses of *Abies spectabilis* to climate variations along an elevational gradient in Langtang National Park in the central Himalaya, Nepal. *Journal of Forest Research*. doi: 10.1080/13416979.2017.1351508
- Silva, L. C., & Anand, M. (2013). Probing for the influence of atmospheric CO₂ and climate change on forest ecosystems across biomes. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 83-92.
- Silva, L. C., & Horwath, W. R. (2013). Explaining global increases in water use efficiency: why have we overestimated responses to rising atmospheric CO₂ in natural forest ecosystems?. *PloS One*, 8, e53089.
- Silva, L. C., Anand, M., & Leithead, M. D. (2010). Recent widespread tree growth decline despite increasing atmospheric CO₂. *PLoS One*, 5, e11543.
- Silvertown, J., & Dodd, M. (1999). The demographic cost of reproduction and its consequences in balsam fir (*Abies balsamea*). *The American Naturalist*, 154, 321-332.
- Silvertown, J., Franco, M., & Perez-Ishiwara, R. (2001). Evolution of senescence in iteroparous perennial plants. *Evolutionary Ecology Research*, 3, 393-412.
- Sinclair, J. P., Emlen, J., & Freeman, D. C. (2012). Biased sex ratios in plants: theory and trends. *The Botanical Review*, 78, 63-86.
- Soares, P., & Tomé, M. (2002). Height-diameter equation for first rotation eucalypt plantations in Portugal. *Forest Ecology and Management*, 166, 99-109.
- Squeo, F. A., & Ehleringer, J. R. (2004). Isótopos estables: una herramienta común para la ecofisiología vegetal y animal. *Fisiología Ecológica en Plantas: Mecanismos y Respuestas a Estrés en los Ecosistemas*. Ediciones de la Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso, Chile, pp. 59-80.
- Srur, A. M., Villalba, R., Villagra, P. E., & Hertel, D. (2008). Influencias de las variaciones en el clima y en la concentración de CO₂ sobre el crecimiento de *Nothofagus pumilio* en la Patagonia. *Revista Chilena de Historia Natural*, 81, 239-256.
- Stenseth, N. C., Ottersen, G., Hurrell, J. W., Mysterud, A., Lima, M., Chan, K. S., Yoccoz, N. G., & Ådlandsvik, B. (2003). Studying climate effects on ecology through the use of climate indices: the North Atlantic Oscillation, El Niño Southern Oscillation and beyond. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270, 2087-2096.
- Stokes, M., & Smiley, T. (1968). *An Introduction to Tree-Ring dating*. Univ. Chicago Press, Chicago.
- Suárez, M. L., Villalba, R., Mundo, I., & Schroeder, N. (2015). Sensitivity of *Nothofagus dombeyi* tree growth to climate changes along a precipitation gradient in northern Patagonia, Argentina. *Trees-Structure and Function*, 29, 1053-1067.

- Szeicz, J. M., & MacDonald, G. M. (1994). Age-dependent tree-ring growth responses of subarctic white spruce to climate. *Canadian Journal of Forest Research*, 24, 120-132.
- Tardif, J., Camarero, J. J., Ribas, M., & Gutiérrez, E. (2003). Spatiotemporal variability in tree growth in the Central Pyrenees: climatic and site influences. *Ecological Monographs*, 73, 241-257.
- Temesgen, H., & Gadow, K. V. (2004). Generalized height-diameter models - An application for major tree species in complex stands of interior British Columbia. *European Journal of Forest Research*, 123, 45-51.
- Tessier, L., Nola, P., & Serre-Bachet, F. (1994). Deciduous Quercus in the Mediterranean region: tree-ring/climate relationships. *New Phytologist*, 126, 355-367.
- Tognetti, R., Cherubini, P., & Innes, J. L. (2000). Comparative stem-growth rates of Mediterranean trees under background and naturally enhanced ambient CO₂ concentrations. *The New Phytologist*, 146, 59-74.
- Tognetti, R., Lombardi, F., Lasserre, B., Cherubini, P., & Marchetti, M. (2014). Tree-ring stable isotopes reveal twentieth-century increases in water-use efficiency of *Fagus sylvatica* and *Nothofagus spp.* in Italian and Chilean mountains. *PloS One*, 9, e113136. doi: e113136.
- Tortorelli, L. (1942). La explotación racional de los bosques de Araucaria de Neuquén. Su importancia económica. *Separata de Servir*, VI, 1-74.
- Trenberth, K. E., & Stepaniak, D. P. (2001). Indices of El Niño evolution. *Journal of Climate*, 14, 1697-1701.
- Turner, J. (2004). The El Niño–Southern Oscillation and Antarctica. *International Journal of Climatology*, 24, 1-31.
- Urrutia-Jalabert, R., Malhi, Y., Barichivich, J., Lara, A., Delgado-Huertas, A., Rodríguez, C. G., & Cuq, E. (2015). Increased water use efficiency but contrasting tree growth patterns in *Fitzroya cupressoides* forests of southern Chile during recent decades. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 120, 2505-2524.
- van der Sleen, P., Groenendijk, P., Vlam, M., Anten, N. P., Boom, A., Bongers, F., Pons, T. L., Terburg, G., & Zuidema, P. A. (2015). No growth stimulation of tropical trees by 150 years of CO₂ fertilization but water-use efficiency increased. *Nature Geoscience*, 8, 24-28.
- van der Sleen, P., Soliz-Gamboa, C. C., Helle, G., Pons, T. L., Anten, N. P. R., & Zuidema, P. A. (2014). Understanding causes of tree growth response to gap formation: $\Delta^{13}\text{C}$ -values in tree rings reveal a predominant effect of light. *Trees-Structure and Function*, 28, 439-448.
- Veblen, T. T. (1982). Regeneration patterns in *Araucaria araucana* forests in Chile. *Journal of Biogeography*, 9, 11-28.
- Veblen, T. T., & Lorenz, D. C. (1987). Post-fire stand development of Austrocedrus-Nothofagus forests in northern Patagonia. *Plant Ecology*, 71, 113-126.
- Veblen, T. T., Burns, B. R., Kitzberger, T., Lara, A., & Villalba, R. (1995). The ecology of the conifers of southern South America. *Ecology of the Southern Conifers*. Melbourne University Press, Melbourne, Australia, pp. 120-150.
- Veblen, T. T., Kitzberger, T., Burns, B. R., & Rebertus, A. J. (1996). Perturbaciones y dinámica de regeneración en bosques andinos del sur de Chile y Argentina. *Ecología de los bosques nativos de Chile*. Editorial Universitaria.
- Venables, W. N., & Ripley, B. D. (2002). Random and mixed effects. *Modern applied statistics with S*. Springer New York, pp. 271-300.

- Vieira, J., Campelo, F., & Nabais, C. (2009). Age-dependent responses of tree-ring growth and intra-annual density fluctuations of *Pinus pinaster* to Mediterranean climate. *Trees-Structure and Function*, 23, 257-265.
- Villalba, R. (1990). Climatic fluctuations in northern Patagonia during the last 1000 years as inferred from tree-ring records. *Quaternary Research*, 34, 346-360.
- Villalba, R., & Veblen, T. (1997). Spatial and temporal variation in *Austrocedrus* growth along the forest-steppe ecotone in northern Patagonia. *Canadian Journal of Forest Research*, 27, 580-597.
- Villalba, R., Boninsegna, J. A., Veblen, T. T., Schmelter, A., & Rubulis, S. (1997). Recent trends in tree-ring records from high elevation sites in the Andes of northern Patagonia. *Climatic Change at High Elevation Sites*. Springer Netherlands, pp. 193-222.
- Villalba, R., Cook, E. R., Jacoby, G. C., D'Arrigo, R. D., Veblen, T. T., & Jones, P. D. (1998). Tree-ring based reconstructions of northern Patagonia precipitation since AD 1600. *The Holocene*, 8, 659-674.
- Villalba, R., Lara, A., Boninsegna, J. A., Masiokas, M., Delgado, S., Aravena, J. C., Roig, F. A., Schmelter, A., Wolodarsky, A., & Ripalta, A. (2003). Large-scale temperature changes across the southern Andes: 20th-century variations in the context of the past 400 years. *Climatic Change*, 59, 177-232.
- Villalba, R., Lara, A., Masiokas, M. H., Urrutia, R., Luckman, B. H., Marshall, G. J., Mundo, I., Christie, D. A., Cook, E. R., Neukom, R., Allen, K., Fenwick, P., Boninsegna, J. A., Srur, A. M., Morales, M. S., Araneo, D., Palmer, J. G., Cuq, E., Aravena, J. C., Holz, A., & Le Quesne C. (2012). Unusual Southern Hemisphere tree growth patterns induced by changes in the Southern Annular Mode. *Nature Geoscience*, 5, 793-798.
- Vitasse, Y., Delzon, S., Bresson, C. C., Michalet, R., & Kremer, A. (2009). Altitudinal differentiation in growth and phenology among populations of temperate-zone tree species growing in a common garden. *Canadian Journal of Forest Research*, 39, 1259-1269.
- Vöelker, S. L. (2011). Age-dependent changes in environmental influences on tree growth and their implications for forest responses to climate change. *Size-and Age-Related Changes in Tree Structure and Function*. Springer Netherlands, pp. 455-479.
- Vöelker, S. L., Muzika, R. M., & Guyette, R. P. (2008). Individual tree and stand level influences on the growth, vigor, and decline of red oaks in the Ozarks. *Forest Science*, 54, 8-20.
- Walther, G. R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J., Fromentin, J., Hoegh-Guldberg, O., & Bairlein, F. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416, 389-395.
- Wang, T., Liang, Y., Ren, H., Yu, D., Ni, J., & Ma, K. (2004). Age structure of *Picea schrenkiana* forest along an altitudinal gradient in the central Tianshan Mountains, northwestern China. *Forest Ecology and Management*, 196, 267-274.
- Wang, T., Ren, H., & Ma, K. (2005). Climatic signals in tree ring of *Picea schrenkiana* along an altitudinal gradient in the central Tianshan Mountains, northwestern China. *Trees-Structure and Function*, 19, 736-742.
- Wang, W., Liu, X., An, W., Xu, G., & Zeng, X. (2012). Increased intrinsic water-use efficiency during a period with persistent decreased tree radial growth in northwestern China: Causes and implications. *Forest Ecology and Management*, 275, 14-22.

- Waterhouse, J. S., Switsur, V. R., Barker, A. C., Carter, A. H. C., Hemming, D. L., Loader, N. J., & Robertson, I. (2004). Northern European trees show a progressively diminishing response to increasing atmospheric carbon dioxide concentrations. *Quaternary Science Reviews*, 23, 803-810.
- Way, D. A., & Oren, R. (2010). Differential responses to changes in growth temperature between trees from different functional groups and biomes: a review and synthesis of data. *Tree Physiology*, 30, 669-688.
- Weinberger, P. (1973). Beziehungen zwischen mikroklimatischen faktoren und natürlicher verjüngung Araukanopatagonischer Nothofagus-Arten. *Flora*, 162, 157-179.
- Weinberger, P. (1977). The regenerations of the Araucano-patagonic Nothofagus species in relation to microclimatic conditions. *Tuatara*, 22, 245-265.
- Wieloch, T., Helle, G., Heinrich, I., Voigt, M., & Schyma, P. (2011). A novel device for batch-wise isolation of α -cellulose from small-amount wholewood samples. *Dendrochronologia*, 29, 115-117.
- Wigley, T. M., Briffa, K. R., & Jones, P. D. (1984). On the average value of correlated time series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology. *Journal of Climate and Applied Meteorology*, 23, 201-213.
- Willson, M. F. (1986). On the costs of reproduction in plants: *Acer negundo*. *American Midland Naturalist*, 115, 204-207.
- Wu, G., Xu, G., Chen, T., Liu, X., Zhang, Y., An, W., Wang, W., Fang, Z., & Yu, S. (2013). Age-dependent tree-ring growth responses of Schrenk spruce (*Picea schrenkiana*) to climate - A case study in the Tianshan Mountain, China. *Dendrochronologia*, 31, 318-326.
- Xing, P., Zhang, Q. B., & Baker, P. J. (2012). Age and radial growth pattern of four tree species in a subtropical forest of China. *Trees-Structure and Function*, 26, 283-290.
- Yu, G., Liu, Y., Wang, X., & Ma, K. (2008). Age-dependent tree-ring growth responses to climate in *Qilian juniper* (*Sabina przewalskii* Kom.). *Trees-Structure and Function*, 22, 197-204.
- Zang, C., & Biondi, F. (2015) treeclim: an R package for the numerical calibration of proxy-climate relationships. *Ecography*, 38, 431-436. doi: 10.1111/ecog.0133